*Nachdruck verboten.*
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden.

## I.

Von

Prof. Dr. **Ulrich Gerhardt,** Breslau.

**Mit Tafel 17—18 und 22 Abbildungen im Text.**

Es kann wohl kaum zweifelhaft sein, daß die beiden Orthopterenfamilien der Locustiden und Grylliden eine so große Menge morphologischer Übereinstimmungen aufweisen, daß man sie als zwei sehr nah miteinander verwandte Formkreise ansehen muß. Die Lage des Stridulationsorgans, der Hörorgane und endlich die von Brunner (10) so eingehend studierte Übereinstimmung des Abdominalendes in beiden Geschlechtern stellt beide Familien sogar so nah zueinander, daß es des unterscheidenden Merkmales, der 3- oder 4-gliedrigen Tarsen, bedarf, um mit Sicherheit eine Form, besonders eine ungeflügelte, als Gryllide oder Locustide zu erkennen. Brunner (13) weist darauf hin, daß für die Locustidenfamilie der *Stenopelmatidae* eine ganze Anzahl von Autoren eine Zugehörigkeit zu den Grylliden beansprucht habe.

Nun zeigen, worauf gleichfalls Brunner (13) hinweist, Grylliden- und Locustidenformen große Konvergenzähnlichkeiten, so daß grabende Formen, wie *Gryllotalpa*, ihr Analogon auch unter den Locustiden finden können (*Stenopelmatus*).

Übereinstimmungen sind also in Menge da, nur fragt es sich,

ob wir die Locustiden oder die Grylliden als die primitiveren, phylogenetisch älteren Formen zu betrachten haben. Brunner sieht die Grylliden als sekundär veränderte Locustidenabkömmlinge an. „Der erste Gryllode ist unzweifelhaft aus einem Locustiden entstanden, aber die Stenopelmatiden stammen nicht von diesem Grylloden ab, sondern sind — wenn man sich so ausdrücken darf — ein zweiter Versuch der Locustodeen in der Richtung der Gryllodeen.“ Neben dieser Auffassung können noch zwei andere als möglich geäußert werden. Einmal könnte man auch umgekehrt die Grylliden als von den Locustiden abgeleitete Formen betrachten. Dagegen spricht aber die reduzierte Tarsenzahl der Grylliden, die wohl zweifellos einen sekundär erworbenen Charakter darstellt. Außerdem aber kann eine dritte Auffassung dahin geäußert werden, daß Grylliden wie Locustiden von einer gemeinsamen Vorfahrenfamilie abstammten, die eine Vereinigung der Charaktere von Grylliden und Locustiden darstellte. Die Grylliden stellen im allgemeinen sicher keinen höheren Entwicklungsgrad des Locustidenstammes dar, sondern, im Gegenteil, sind die Locustiden in ihren entwickelsten Formen sicherlich zu einer weit höheren Stufe der Differenzierung gelangt.

In diesen Zeilen soll nun der Versuch gemacht werden, die phyletische Bedeutung und Entwicklung eines biologischen Vorganges bei Grylliden und Locustiden zu verfolgen, eines Vorganges, der gerade bei diesen beiden Insectenfamilien eine große Einheitlichkeit des Verlaufes trotz mannigfacher Abweichungen im einzelnen angenommen hat, des Begattungsvorganges.

Die erste Anregung zu meinen Studien in dieser Richtung gab mir ein Aufenthalt in Rovigno im Jahre 1900, bei dem ich zum ersten Male in großer Anzahl Weibchen von *Phaneroptera quadripunctata* und außerdem noch ein Weibchen von *Decticus albifrons* mit Spermatophoren fand. Im Jahre 1906 hielt ich mich zur Ausführung biologischer Orthopterenstudien während der Monate September und Oktober in Bosnien und der Herzegowina auf, und dieser Expedition verdanke ich mein erstes konserviertes Material an Locustidenspermatophoren, und zwar von der Phaneropteride *Tylopsis liliifolia*. Die Reise wurde ausgeführt mit Hilfe eines Reisestipendiums aus der Gräfin Bose-Stiftung in Höhe von 1500 Mark, das ich von dem Kuratorium dieser Stiftung in Berlin gütigst zuerteilt bekam. Es ist mir ein Bedürfnis, dem Kuratorium der Gräfin Bose-Stiftung, insbesondere Herrn Geheimrat Prof. Dr. Oscar Hertwig, der mein Gesuch in liebenswürdigster Weise unterstützt

hat, an dieser Stelle meinen ehrerbietigsten, tiefstgefühlten Dank auszusprechen. Die mir zur Verfügung gestellte Summe hat mir nicht nur ermöglicht, diese Reise zu machen, sondern mir auch später Ferienbeobachtungen innerhalb des Deutschen Reiches in den darauffolgenden Jahren, ferner die Anschaffung von Zuchtkästen usw. gestattet.

Vielleicht wird es nicht unzweckmäßig sein, an diesem Ort Einiges vorauszuschicken über die Erfahrungen, die ich über die Methode biologischer Beobachtung an Insecten gewonnen habe. Ich stand früher auf dem Standpunkt, daß ausschließlich die Beobachtung des Tieres im Freien anzuwenden sei und einwandfrei zum Ziele führe. Bei biologischen Studien an Kreuzspinnen [1]) war es mir auf diese Weise gelungen, die Mehrzahl der Fragen, die ich mir gestellt hatte, zu beantworten. So habe ich früher mich auch bemüht, alle Studien an Locustiden im Freien anzustellen, und die ersten Beobachtungen von Begattungen fanden auch wirklich im Freien statt. Seit dem letzten Sommer aber verwende ich fast ausschließlich gefangene Tiere zu meinen Studien, und zwar vor allem deshalb, weil einmal die Vorgänge bei der Begattung selbst im Käfig oder Terrarium sich nicht anders als im Freien abspielen und weil zweitens eine beträchtliche Zeitverschwendung vermieden wird. Außerdem kann man in der Gefangenschaft die Bedingungen der Außenwelt mannigfach modifizieren und hat so das Zustandekommen der zu beobachtenden Vorgänge wenigstens einigermaßen in der Gewalt, während man im Freien von einer Menge von Zufälligkeiten abhängig ist. Wenn so praktisch die Beobachtung gefangener Tiere rascher zum Ziele führt und häufig auch genaueres Zusehen erlaubt, so gewährt doch das Beobachten im Freien zweifellos, gerade weil es schwieriger ist, eine größere persönliche Befriedigung nach erreichtem Erfolge, außerdem gewährt es in manchen Dingen doch einen richtigeren Einblick als die Studien an Gefangenen. Somit erscheinen als Ergänzung der an Gefangenen gewonnenen Befunde Beobachtungen im Freien doch wünschenswert.

Die Begattung der Locustiden und Grylliden weist in zwei Hauptpunkten eine prinzipielle Übereinstimmung auf: das Männchen befindet sich bei beiden während der Copulation unter dem Weibchen, und bei dieser wird eine post coitum äußerlich sichtbare Spermatophore dem Weibchen in die ventral von der Legröhren-

1) In: Zool. Jahrb., Vol. 31, Syst., 1911, p. 643.

wurzel gelegene Begattungsöffnung eingebracht. Dieser Begattungsmodus weicht, wie später zu erörtern sein wird, nicht nur von dem anderer Orthopteren, sondern auch von dem anderer Insecten im allgemeinen ab; er stellt in der Vereinigung der beiden erwähnten Charaktere einen Vorgang dar, der eine biologische Sonderstellung einnimmt.

Wenn somit die Begattung beider Familien einen in sich abgeschlossenen einheitlichen Typus darstellt, so ist sie im einzelnen doch einer Menge von Variationen fähig, die wir denn auch bei den verhältnismäßig wenigen bis jetzt daraufhin untersuchten Formen in reichem Maße verwirklicht finden.

Insbesondere ist ein Typus der Gryllidencopulation von einem solchen der Locustidenbegattung zu unterscheiden, der mit der Ausstattung des männlichen Hinterleibsendes mit Haftorganen bei den meisten Locustiden zusammenhängt. Ferner ist die Form der Spermatophore bei Grylliden immer ganz anders als bei Locustiden. — Es war nun mein Bestreben, einerseits verschiedene Abwandlungen dieser beiden Typen zu untersuchen und ganz besonders durch das Studium von „Übergangsformen“ — es handelte sich hier um gryllidenähnliche Locustiden aus der Familie der *Stenopelmatidae* — festzustellen, ob die beiden nach recht verschiedenen Richtungen entwickelten Modi der Begattung der Grylliden und Locustiden durch Zwischenstufen entweder voneinander abgeleitet oder doch auf eine gemeinsame Ausgangsform zurückgeführt werden könnten.

Wenn ich es wage, das Wenige, was ich bisher an Resultaten erreicht habe, bereits zu veröffentlichen, so soll das mit dem Hinweis geschehen, daß ich mir der Unvollkommenheit meiner Befunde wohl bewußt bin, daß ich aber doch glaube, zu einem gewissen vorläufigen Abschluß gekommen zu sein.

Die Pause, die im Winter in der Beobachtung fast alles einheimischen Insectenmaterials eintreten muß, hat auch dieses Jahr eine Unterbrechung meiner Studien notwendig gemacht, die ich daher erst in den Sommermonaten, nach Fertigstellung dieser Abhandlung, wieder werde aufnehmen können.[1]) Doch verdanke ich gerade den Monaten des letzten Winters Beobachtungen an gefangenen exotischen Formen, deren Studium zum vorläufigen Abschluß dieser Beobachtungen notwendig war.

---

1) Die Beobachtungen an *Gryllotalpa* und *Gryllus domesticus* wurden erst im Frühjahr 1913 angestellt.

Die Literatur über unseren Gegenstand wird im einzelnen am besten bei der Besprechung der Befunde der einzelnen beobachteten Grylliden- und Locustidengruppen (Subfamilien und Gattungen) zu erwähnen sein. Hier seien nur einige allgemeine Bemerkungen vorausgeschickt.

Zunächst muß ich erwähnen, daß ich, als ich bereits diese Studie abgeschlossen hatte und ans Schreiben ging, durch Herrn Dr. Dampf in Königsberg die Mitteilung bekam, daß Herr Dr. B. Th. Boldyrev in Moskau über das gleiche Thema arbeite. Ich habe mich mit Boldyrev daraufhin in Verbindung gesetzt und erfahren, daß er zum Teil die gleichen Objekte untersucht hat wie ich, insbesondere hat auch er die Copulation der Stenopelmatide *Diestrammena* untersucht. Auf diese von den meinen unabhängigen Studien werde ich weiter unten einzugehen haben. In der deutschen Literatur findet sich wenig über unseren Gegenstand, mehr in der französischen, wohl auf Anregung der Fabre'schen Schilderung der Copulation von *Decticus* (16). Besser als die der Locustiden ist die Copulation der allerdings sehr viel leichter zu beobachtenden Grillen bekannt geworden.

## Beobachtungsmaterial.

Begattungen wurden beobachtet von den Grylliden *Liogryllus campestris* L., *Gryllus domesticus* L., *Nemobius sylvestris* Fab. und *Gryllotalpa vulgaris* L.; von folgenden Locustiden: *Decticidae: Decticus verrucivorus* L., *Platycleis roeseli* Hagenb., *Pl. grisea* Fab.; *Phaneropteridae: Phaneroptera falcata*, *Leptophyes punctatissima* Bosc; *Stenopelmatidae: Diastrammena maromata* de Haan.

Außerdem wurden, ohne daß die Copulation beobachtet werden konnte, Spermatophoren vorgefunden und konserviert an Weibchen von Decticidae: *Decticus albifrons* Fab., *Thamnotrizon cinereus* L., Locustidae: *Locusta viridissima* L., Phaneropteridae: *Tylopsis liliifolia* Fab.

Spermatophoren wurden konserviert in Formol 5%, Alkohol 70% und Carnoy'scher Flüssigkeit.

## 1. Copulation und Spermatophoren von Grylliden.

### a) Echte Grylliden.

Die Copulation der Grylliden, und zwar der beiden der Beobachtung zugänglichsten Arten, der Haus- und Feldgrille, *Liogryllus*

*campestris* L. und *Gryllus domesticus* L., ist durch Frisch (19) und durch Rösel von Rosenhof (30) in seinen „Insektenbelustigungen" in den zunächst in die Augen fallenden Punkten bereits vortrefflich geschildert worden. Außerdem hat Lespès (26) die Begattung von *Liogryllus campestris* so eingehend beobachtet und analysiert, daß eigentlich für diese Species nur noch einige Ergänzungen zu geben sind. Auch bei Fischer (18), Graber (20, 21) und Tümpel (33) sind die Copulationsgewohnheiten der Feldgrille geschildert worden.

Neuerdings hat Baumgartner (2) [1]) in seiner Arbeit über die Copulation der Grylliden an der amerikanischen Feldgrille [2]) die Lespès'schen Angaben nachgeprüft und erweitert, außerdem die Copulation von *Gryllus domesticus* L. und *Nemobius fasciatus* beobachtet. Auf seine Befunde wird noch wiederholt näher einzugehen sein.

Ich konnte an einem Feldgrillenpärchen, das ich im Sommer 1912 im Zoologischen Institut zu Breslau in meinem Arbeitszimmer hielt, innerhalb weniger Wochen 48 Copulationen selbst beobachten und außerdem noch häufig Spermatophoren in der Vulva des Weibchens vorfinden. Bedeutend weniger Begattungen konnte ich bei *Gryllus domesticus* L. studieren. — Bei *Nemobius sylvestris* Fab., der kleinen unter Laub lebenden Waldgrille, habe ich nur 2 Copulationen beobachtet, für die auf Sträuchern lebende Gattung *Oecanthus* und zwar für eine amerikanische Art, liegen Beobachtungen von Hankock (22) vor.

Betrachten wir zunächst den Copulationsmodus von *Liogryllus campestris*. Ein Grillenpärchen, das einmal aneinander gewöhnt ist, lebt in einer Art von Ehe, und es finden fast täglich wohl mindestens 2 Copulationen statt, aber auch 3—4. Das von mir in Gefangenschaft gehaltene Paar wurde am 10. Juni 1912 in ein Terrarium gesetzt, am nächsten Tage wurde durch Herrn Präparator Pohl der erste Coitus beobachtet, ein zweiter am 12. Juni. Vom 13. ab habe ich dann fast täglich Begattungen gesehen. Außerhalb der eigentlichen Zeiten der Copulationstätigkeit der Tiere braucht man sie nicht zu beobachten, da jede Begattung durch Zirpen des Männchens eingeleitet wird. Sehr häufig, aber durchaus nicht immer,

1) Die Baumgartner'sche Arbeit, die in vielen Punkten dieselben Ergänzungen der Lespès'schen Beobachtungen an *Liogryllus campestris* bietet wie meine Befunde, kam erst in meine Hände, als dieser Passus über die Grylliden schon geschrieben war.

2) Der lateinische Name der Art wird leider nicht angegeben.

setzt sich das Männchen vor das Loch, in dem das Weibchen weilt, den Kopf ins Innere der Röhre gewandt, und zirpt lebhaft. Doch kann diese Einleitung zur Begattung auch vom Bau entfernt vor sich gehen. Hier sei die Bemerkung eingeschaltet, daß auch im Freien an einem Loch, vor dem ein Männchen zirpt, regelmäßig ein Weibchen sitzt, so daß Rösel's Annahme, die Männchen bewohnten ihre eigenen Löcher, nicht zuzutreffen scheint. Auf diese Tatsache, die ihm von früher her geläufig war, machte mich Herr Pohl aufmerksam.

Wenn das Weibchen nicht begattungsgeneigt ist, zirpt das Männchen oft stundenlang. Bei einem aneinander gewöhnten Pärchen ist aber das Zirpen vor der Begattung meist nur von kurzer Dauer. Wenn das Weibchen sich dem Männchen nähert, stellt sich dieses, worüber Lespès sein Erstaunen beim ersten Anblick äußert, mit dem Hinterleibsende nach dem Kopf des Weibchens und beginnt mit einem ganz eigenartigen, veränderten Modus des Zirpens, den Fischer (18) bereits gehört und als „cantus mitior" bezeichnet hat. Dies Zirpen, das höchste geschlechtliche Erregung und Begattungsbereitschaft des Männchens ausdrückt, ist schwer zu beschreiben; zwischen scharfen, zwitschernden Zirptönen hört man ein ununterbrochenes Schnurren, wie das einer Repetieruhr, die zum Schlagen ausholt. Während diese Geräusche hervorgebracht werden, wobei die Elytren wie beim gewöhnlichen Zirpen hochgehalten, aber in etwas anderer Weise gegeneinander gerieben werden, führt das Männchen ruckweise eigentümliche Stoßbewegungen mit dem ganzen Körper nach rückwärts aus. Dabei nähert es seine Hinterleibsspitze mehr und mehr dem Kopfe des Weibchens. Schließlich geht dieses einen Schritt vor und beginnt den Rücken des Männches zu belecken und zu benagen. Das Männchen schiebt sich nun weiter nach rückwärts, streckt dabei seinen Hinterleib auffallend in die Länge, legt die Elytren flach an und führt mit dem weit in den Nacken gelegten Kopf krampfhafte Drehbewegungen nach rechts und links aus. Diese Bewegungen beschreibt Rösel bei der Hausgrille: „Das durch den Gesang herbeygelockte Weiblein gibt dem Männlein seine Gegenwart durch seine lange Fühlhörner zu erkennen. Dieses tucket sich hierauf nieder und bewillkommt jenes mit einem gestreckten und sich von einer Seite zur anden drehenden Kopf. Das Weibchen besteiget hierauf, wie bei den Heuschrecken zu geschehen pfleget, ihren angenehmen Sänger, und alsdann wird die Paarung, in etlichen Minuten, ohne Gesang und ohne merkliche Bewegung

vollbracht." Lespès schildert die Auslösung der Begattungsstellung beim Männchen durch das Nagen des Weibchens auf dessen Rücken, jedoch nicht diese Kopfbewegungen.

Herr Kollege Zimmer und ich haben häufig an unseren Gefangenen festgestellt, daß beim Männchen, sowie es zu der zweiten Art des Zirpens übergegangen ist, durch eine leichte Berührung der Dorsalfläche seines Abdomens jedesmal der besprochene Komplex von Bewegungen ausgelöst werden konnte, der sonst durch das Weibchen hervorgerufen wird, das auf dem Rücken herumnagt. Dieses Beißen und Lecken der weiblichen Tiere auf dem Rücken des Männchens spielt nicht nur bei Grylliden, sondern auch bei Locustiden eine große Rolle. es braucht aber nicht als Einleitung zur Begattung ausgeübt zu werden, obgleich das der viel häufigere Fall ist. Übrigens genügt auch das zufällige Hinweglaufen eines Weibchens über ein sexuell erregtes Männchen, um alsbald die Begattungsbewegungen hervorzurufen.

Baumgartner (2) betont, daß das Benagen durch das Weibchen (the caressing by the female) nicht notwendig der Begattung vorangehen muß, sondern daß das Weibchen sich oft während des ganzen Aktes kaum beim Fressen stören lasse. Ich sah einmal ein Weibchen während der ganzen Copulation eine vertrocknete Erbse im Maul halten. Wenn aber Baumgartner sah, daß in solchen Fällen das Weibchen dem Männchen nur eben erlaubte, unter seinen Leib zu kriechen, so muß ich sagen, daß ich solch große Passivität des Weibchens bei der europäischen Feldgrille nie beobachtet habe. Vielmehr sah ich immer, daß wenn das Männchen sich streckt und nach rückwärts gleitet, das Weibchen einen Schritt aktiv vorgeht. Das Männchen schiebt sich nun vollends unter das Weibchen, das also nicht, wie Tümpel (33) und auch Graber (20) angibt, eine rein passive Rolle dabei spielte. Nun streckt sich der männliche Hinterleib noch bedeutend mehr, und seine dorsal aufgebogene Spitze greift an die weibliche Geschlechtsöffnung, die an der Ventralfläche der Legröhrenwurzel zwischen 8. und 9. Segment liegt.

Das was nun zunächst bei der Beobachtung der Begattung auffällt und von allen Beobachtern auch beschrieben worden ist, ist das Austreten einer Spermatophore aus der männlichen Geschlechtsöffnung.

Rösel (30) schreibt von der Hausgrille: „Indem sie (die Begattung) aber vor sich gehet, so kann man sehen, daß dem Weiblein an dem Legstachel, gegen dem Leib zu, von dem Männlein ein

Tröpflein, so einem hellen und kleinen Sandkörnlein gleichet, angehängt werde, welches jenes, nach geraumer Zeit, endlich in den Leib hineinziehet" und von der Feldgrille: „... so gehet die Paarung auf eben die Weise wie bey den Hausgrillen vor sich; das Tröpflein aber, so dem Weiblein von dem Männlein angehänget wird, und welches, ob es gleich einem Hirschkorn gleichet, doch viel kleiner ist, träget dasselbe einige Stunden mit sich herum, ehe es solches in den Leib ziehet."

Man sieht bei der Beobachtung der Copulation zunächst, daß das Männchen seine Hinterleibsspitze mit gewissermaßen suchenden Bewegungen heftig nach oben gegen die des Weibchens drückt. Dabei können die beiden fadenförmigen Cerci nicht die Rolle irgendwelches Greiforganes spielen; dieses wird vielmehr dargestellt durch den in der Ruhe in der Hinterleibsspitze verborgenen, hier chitinös entwickelten „Penis", der als nach oben greifendes, hakiges Gebilde nach außen vorgestreckt wird und der gleichzeitig den Behälter für die Spermatophore bis zu deren Abgabe bildet.

Dieser „Penis" bewerkstelligt die Fixierung des männlichen am weiblichen Hinterleib dadurch, daß er in die Vulva eingreift mit einem ihm eigentümlichen Organe, das von Brunner (10) für Locustiden und Grylliden als Titillator bezeichnet worden ist. Außerordentlich genau hat Lespès (26) die Bewaffnung des männlichen Hinterleibes und das Funktionieren dieser Chitinausstattung während der Bildung und Abgabe der Spermatophore untersucht. Ihm ist auch die Abbildung entnommen (Fig. B), die die Ausgestaltung des männlichen Hinterleibes und die Lage der Spermatophore in einem besonderen Teil des chitinösen Apparates darstellt. Fig. A zeigt uns die Spermatophore (*c*) in einer eigentümlichen löffelförmigen Kavität des Penis liegen, die von einem ventralen Stück und 2 seitlichen Klappen (*d*) begrenzt wird. Darüber ist der Titillator (*b*) sichtbar, noch weiter dorsal der After (*a*), von dem seitlich die abgeschnittene Basis eines Cercus liegt. Alles was ventral vom Anus, als ausgestülpte Umgebung der Geschlechtsöffnung, sichtbar ist, wird als „Penis" bezeichnet, obwohl die Anwendung dieser Vokabel auf dieses Organ bei Locustiden sowohl wie bei Grylliden nicht korrekt erscheint. Der ganze ausgestülpte Organkomplex dient nur zum allerkleinsten Teil und nicht einmal bei allen Formen zum Eindringen in die Vulva. Der größere bleibt sichtbar und birgt in seinem Innern den Teil der Spermatophore, der nach der Begattung außen am Weibchen zu sehen bleibt.

Man sieht nun bei dem weiteren Verlauf der Begattung, daß das Männchen den Titillator, also den am meisten dorsal gelegenen Teil des Begattungsapparats, mit einer Bewegung von hinten nach vorn, gleichzeitig auch nach oben, auf die Lespès bereits aufmerksam macht, caudal und dorsal von der dadurch nach unten gezogenen Subgenitalplatte des Weibchens, in die Vulva einhakt. Dabei werden die Drehbewegungen mit dem Kopf fortgesetzt, das Weibchen verhält sich vollkommen ruhig, nur drückt es seinen Hinterleib während des ganzen Vorganges stark ventralwärts, wodurch dem Männchen seine Tätigkeit offenbar wesentlich erleichtert wird. Wenn der Titillator eingeführt worden ist, hören die heftigen Bewegungen des

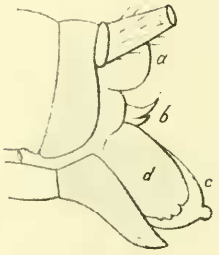


Fig. A.

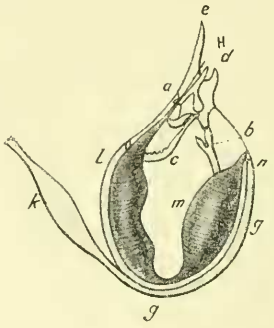


Fig. B.

Fig. A. Hinterleibsende von *Liogryllus campestris* ♂, etwas komprimiert (nach Lespès). *a* After. *b* Titillator. *c* Spermatophore. *d* Seitliche Penisklappen.

Fig. B. Penis der Feldgrille mit Spermatophore (nach Lespès). *k. g. g* Ductus ejaculatorius. *l. m. n* Spermatophore. *a*, *b—e* Chitinöse Teile. *H* Titillator.

Männchens auf. Aus dem in der Fig. A mit *c* bezeichneten Teil seines Genitalapparats tritt ein etwa birnförmig gestalteter Körper hervor, der mit einem dünnen, feinen Stiel in die Vulva hineinragt und am Weibchen hängen bleibt. Dieser Körper wird freigegeben durch seitliches Auseinanderweichen der chitinösen Klappen *c*. Nach dem Erscheinen der Spermatophore löst sich alsbald der dorsale Teil des „Penis“ aus der Vulva, und die Begattung ist beendet. Nun kann es vorkommen, daß das Weibchen noch eine Zeitlang auf dem Männchen sitzen bleibt, ohne daß beide Tiere sich rühren.[1]) Gewöhnlich steigt aber das Weibchen bald vom Männchen herab. Das

1) Auch von Baumgartner bei der amerikanischen Form beobachtet.

Männchen folgt nun meist noch eine ganze Zeitlang dem Weibchen auf Schritt und Tritt, und die in ihm noch nachklingende sexuelle Erregung gibt sich in erst kurzen, später länger werdenden Pausen durch ganz eigentümliche, schüttelnde Fühlerbewegungen zu erkennen, die jedesmal nur wenige Sekunden dauern. Während der Zeit dieser Nachwirkung der Copulation habe ich nie ein Männchen stridulieren hören, dagegen war erneutes Zirpen immer das Zeichen der Bereitschaft zu einer weiteren Begattung.

Bevor wir Gestalt und Schicksale der Spermatophore näher betrachten, soll noch auf das eingegangen werden, was sich während der Begattung dem Auge des Beobachters entzieht. Lespès gibt uns auch hierüber außerordentlich genaue Darstellungen. Es lassen sich nämlich diese Vorgänge dadurch erschließen, daß man die Abgabe der Spermatophoren auch am allein gehaltenen Männchen beobachten kann. Auch ohne die Anwesenheit von Weibchen produzieren die männlichen Feldgrillen fortgesetzt Spermatophoren, die gelegentlich nach außen abgesetzt werden. Graber weist auf diesen Vorgang hin mit den Worten: „Den Teleologen zum Trotze sei es ausdrücklich gesagt, daß nach unseren vieljährigen Beobachtungen die Grillenmännchen, in Abwesenheit ihnen zusagender Weibchen, viele dieser kostbaren Samenpackete ungenutzt zur Erde fallen lassen. Wir sagen ungenutzt, weil hier noch kein Fall constatiert ist, daß samenbedürftige Weibchen, wie bei den Erdasseln, sie aufsuchen und — horribili dictu — sich selbst in die Scheide stecken."

Diesen Vorgang — den der Abgabe der Spermatophore nach außen —, kann man nun künstlich dann beschleunigen, wenn das Männchen eine Spermatophore zur Begattung bereitgestellt hat. Lespès weist darauf hin, daß die Grillenmännchen oft schon kurze Zeit (10 Minuten, die von mir beobachteten Intervalle währten im allgemeinen viel länger, bis eine Stunde) in eigentümlicher Weise mit dem Hinterleibe pressende Bewegungen ausführen, die er mit Defäkationsbewegungen vergleicht. Dabei wird jedesmal eine Spermatophore in den löffelförmigen Behälter gelegt, der den ventralen Teil des Penis bildet und dicht dorsal von der männlichen Subgenitalplatte hervortritt. Baumgartner (2) hat diese Bewegungen bei der amerikanischen Feldgrille nicht gesehen, ich kann Lespès' Beobachtung nur bestätigen. Wenn man nun einem Männchen, das diese Bewegungen bereits ausgeführt hat, den Hinterleib von beiden Seiten leicht komprimiert, so kann man dadurch das Austreten der Spermatophore bewirken. Einmal gelang es mir, bei einem Männ-

chen, das in dem oben erwähnten Stadium war, in dem die leiseste Berührung der Dorsalfläche des Abdomens die Streckung des Hinterleibes und die eigentümlichen, sonst bei der Begattung ausgeführten Drehbewegungen des Kopfes auslöst, den Austritt der Spermatophore aus der Hinterleibsspitze unter dem Seibert'schen binokularen Mikroskop zu verfolgen.

Es wird nötig sein, auf die Bildung und auf das Zurechtlegen der Spermatophore in den männlichen Ausführungswegen sowie auf die Gestalt der Spermatophore etwas genauer einzugehen. Lespès legt die Form des von den deutschen Autoren als „Penis" bezeichneten Organs, also die unmittelbare Umgebung der Geschlechtsöffnung, eingehend dar. In der Hauptsache unterscheidet er (und zwar auch bei *Gryllus domesticus*) zwei Partien der männlichen Genitalbewaffnung, eine dorsale und eine ventrale. In dem ventralen Anteil, der aus einer hohlen gekrümmten Platte und einem hornigen „Stilet" besteht, mündet der Ductus ejaculatorius des Vas deferens, nachdem er in einem Bogen diese Platte umzogen hat (Fig. B *g*). Der dorsale Teil besteht aus 6 chitinösen Teilen, die sich um einen medialen, dreiteiligen Haken gruppieren, der bei der Copulation in die Vulva eingeführt wird. Mit anderen Worten: der dorsale Anteil stellt einen Fixierungsapparat für das männliche Hinterleibsende, der ventrale den Formungs- und Leitungsapparat für die Spermatophore dar.[1]) Lespès erörtert die Beziehung der einzelnen Teile der Genitalbewaffnung zur Segmentierung des Hinterleibes nach der von Lacaze-Duthiers gegebenen Terminologie. Das Hauptergebnis ist, daß der dorsale Bogen des 9. Hinterleibssegments (ennato-tergite) zwei Epimeriten und zwei durch seitliche Bogen dargestellte Episterniten trägt. Die beiden Hornhaken (crochets) stellen einen Sternorabditen und einen Tergorabditen dar; bei *Gryllus campestris* existiert, im Gegensatz zu *Gr. domesticus*, nur der letztgenannte. Alle diese Teile setzen den dorsalen Teil („la partie supérieure") des Copulationsapparats zusammen. Der ventrale Teil wird aus einem Stilet und der „Lame productive de la spermatophore" gebildet. Beide Teile gehören zusammen und bilden den Sterniten. In dieser Ventralpartie, zwischen 8. und 9. Sterniten, mündet der Ductus ejaculatorius.

1) Baumgartner kommt zu einem ähnlichen Ergebnis, das er so ausdrückt: The so called armature of the male crickets consists of a mold for forming the spermatophore and an apparatus to transfer the same to the female.

Es wird zweckmäßig sein, die Copulationsorgane der Grillen auch noch an der Hand der von Brunner v. Wattenwyl (10) gegegebenen Deutungen und Figuren zu betrachten.

Bei allen Orthopteren ist beim Männchen das 8. Segment noch normal gestaltet, während es beim Weibchen bereits Veränderungen aufweist, und trägt noch Stigmen. Wie Lespès richtig angibt, ist das 9. Segment dasjenige, an dem die charakteristischen Sexualmerkmale angebracht sind. Bei beiden Geschlechtern ist die Dorsalplatte normal gebildet, beim Männchen bildet die Sternalplatte die Lamina subgenitalis, die „in der Sternalhaut den Penis einschließt". Dieser „Penis ist nichts als die weiche, häutige Umgebung der Genitalöffnung. Er ist in unserem Falle zu der die Spermatophore formenden Lamelle mit allem Zubehör, seitlichen Klappen usw., geworden, während der von Lespès als Tergit aufgefaßte dorsale Anteil das Gebilde darstellt, das, in einfacherer Form auch bei den meisten männlichen Locustiden vorhanden, den Namen Titillator trägt und gerade bei Grylliden einen außerordentlich komplizierten Bau aufweist. Brunner, der dem Gebilde den Namen gegeben hat, betont ausdrücklich, daß es außer allem Zusammenhang mit dem eigentlichen Körperskelet steht. Es ist daher auch nicht irgendwelchen konstanten Teilen eines Segments zu homologisieren. Während bei den Locustiden, die ihn besitzen, der Titillator relativ einfach gebaut ist, ist er bei den Grylliden mit besonderen, von Art zu Art sehr verschiedenen Fortsätzen etc. versehen, so daß er als Artcharakter verwertbar ist (Fig. C).

Das 9. Segment trägt keine Stigmen. Das 10. umschließt den After, der von 3 Klappen umgeben ist, von denen die dorsale sich als Lamina supraanalis verlängert; die beiden ventralen (Sternalplatte) tragen die Cerci (Stigmata?), die bei den Grylliden, im Gegensatz zu der überwiegenden Mehrzahl der Locustiden, nicht zu Hilfsorganen bei der Begattung umgewandelt sind, sondern ungegliederte, lange, mit Tasthaaren besetzte Anhänge darstellen und wohl auch in erster Linie als Sinnesorgane fungieren.

Die für uns wichtigsten Organe, die im 9. Segment gelegen sind, würden also der Penis und der Titillator sein, der in die dorsale Haut des Penis, weiter kopfwärts eingepflanzt ist. Die Besonderheit des „Penis" der Grillen liegt hauptsächlich darin, daß er auf seiner Dorsalfläche konkav ist, und diese Aushöhlung ist es, die der Spermatophore zum Aufbewahrungsort dient, bis sie nach außen entleert wird, und in die hinein die Spermatophore durch die

bereits erwähnten Preßbewegungen des Männchens gebracht wird. Wie die schematischen Darstellungen Lespès' (Fig. B u. G) deutlich zeigen, mündet der Ductus ejaculatorius ventral in das caudale Ende des Hohlraumes ein. Also werden sowohl das Sperma selbst wie auch die den Körper der Spermatophore formenden Secrete in der Richtung von hinten nach vorn in die dorsale Penisrinne ergossen, und hier empfängt die Spermatophore ihre definitive Gestalt. Die Penisrinne ist in ihrem caudalen Teile sehr stark erweitert, und in ihm wird der bläschenförmige, nach der Begattung äußerlich am Weibchen sichtbare Teil der Spermatophore geformt, während in dem schmäleren Teil der Rinne, der schließlich in einer Dorsalfurche des Titillators endet, der feine Stiel, der in die Vulva hineinreicht, und außerdem noch Teile der Spermatophore gebildet werden, die ins Innere des weiblichen Körpers eingesenkt werden.

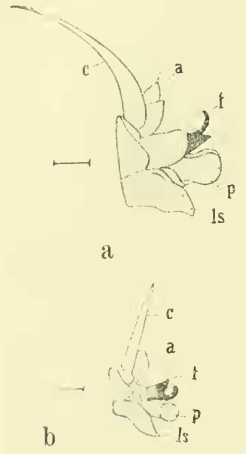


Fig. C.

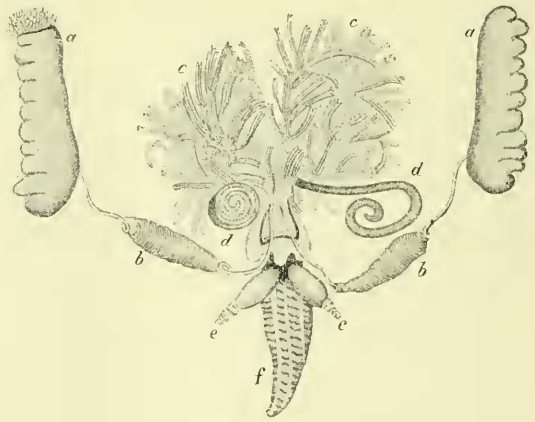


Fig. D.

Fig. C. Schema der Genitalsegmente a von *Gryllus campestris* und b von *Gryllus domesticus* (nach Brunner). *a* Anus. *c* Cerci. *ls* Lamina subgenitalis. *p* Penis. *t* Titillator.

Fig. D. Genitalorgane des Männchens von *Gryllus campestris* ♂ (nach Fischer). *a* Hoden. *b* Vas deferens. *c—e* 3 Gruppen akzessorischer Drüsen. *f* Ductus ejaculatorius.

Baumgartner (2) weist mit Recht auf die Schwierigkeiten hin, die sich der Vorstellung entgegensetzen, die wir uns von den tatsächlichen Vorgängen bei der Bildung der Spermatophore in die Penisrinne machen können. In diese Rinne mündet der gemeinsame

Ausführungsgang der Hoden, paariger tubulöser Drüsen und der sogenannten Prostatadrüsen, die alle auf der Fischer entnommenen Fig. D sichtbar sind. Nun ist kein Zweifel, daß die Hüllen, die den eigentlichen Kern, der im Innern der Spermatophore liegt, umgeben, Produkte dieser akzessorischen Drüsen sein müssen. Die Frage ist nach Baumgartner: wie kann in der Penisrinne das Sperma festgehalten werden, während das Drüsensecret es umgibt und dann hart wird? Lespès gibt an, eine halbfertige, sehr dünnwandige Spermatophore in der Rinne gefunden zu haben, Baumgartner ist dies nicht gelungen, vielmehr fand er immer nur fertige Spermatophoren vor, und auch ich habe nie eine auf dem Wege zur Vervollständigung gesehen. Lespès nahm eine getrennte Entstehung zweier Teile der Spermatophore an, die erst in der Penisrinne vereinigt wurden. Baumgartner nimmt dagegen an, daß in die zunächst sehr enge Rinne, diese völlig ausfüllend, Sperma ergossen wird und den Hohlraum völlig ausfüllt, daß dann in 2 weiteren Phasen die umhüllende und später erhärtende Masse, die das Sperma völlig umschließt, secerniert wird. Er meint, daß diese Vorgänge sich verhältnismäßig rasch abspielten. Jedenfalls hat diese Auffassung größte Wahrscheinlichkeit für sich.

Wir wollen nun das Produkt des Copulationsaktes, die Spermatophore selbst, etwas genauer betrachten. Zum erstenmal ist die Spermatophore der Feldgrille von Frisch (19) bereits klar beschrieben worden.

Von der Spermatophore der 3 Arten *Liogryllus campestris, Gryllus domesticus* und *Nemobius sylvestris* gibt Lespès (26, 27) gute Abbildungen, Baumgartner von der amerikanischen Feldgrille und

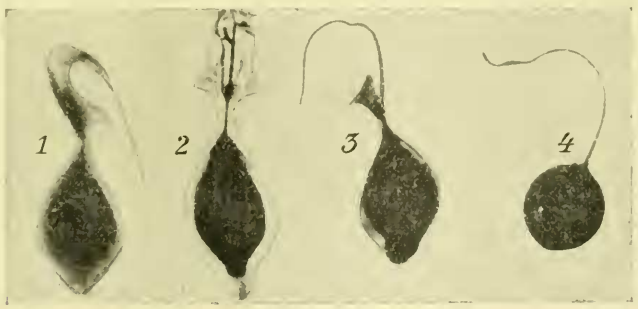


Fig. E.

Spermatophoren amerikanischer Grylliden (nach Baumgartner).
*1—3 Gryllus, 4 Nemobius.*

von *Nemobius fasciatus* (Fig. E), außerdem zeigen Fig. 1—3, Taf. 18 noch Photogramme von Spermatophoren der drei Species. Sie beweisen, daß die Spermatophore verschiedener Grylliden im wesentlichen völlig übereinstimmend gebaut ist. Boldyrev (8) fand bei *Gr. desertus* den gleichen Bau der Spermatophore, die von *Gryllotalpa* wird später zu besprechen sein.

Lespès unterscheidet an der Grillenspermatophore 3 Teile, die er als „vésicule", „lamelle" und „filet" bezeichnet. Die Ampulle (*a*), die bei den 3 Species in ihrer Form etwas verschieden gebildet ist, stellt den bei der Feld- und Hausgrille etwa eiförmigen, bei der Waldgrille kugligen eigentlichen Behälter für das Sperma dar.

Die Ampulle der Spermatophore der Feldgrille zeigt in ihrem Innern einen engen, gleichfalls eiförmigen, bei frischen Exemplaren dicht mit Sperma gefüllten Binnenraum, der von einer 3., halb durchsichtigen Wand umschlossen wird. Das Verhältnis von Lumen und äußerer Wand der Spermatophore gibt gut die Fig. F von Lespès, noch besser die von Baumgartner wieder, außerdem geht es aus Fig. 1, Taf. 18 hervor. Das Ganze ist, was Lespès nicht angibt, noch von einer dünnen, farblosen, durchsichtigen Haut überzogen, die Baumgartner ebenfalls bemerkt hat, das freie Ende der Ampulle trägt eine weißliche Papille (Fig. F). Bei einer Vergleichung der Baumgartner'schen Photogramme mit meinen Präparaten ergibt sich eine fast völlige Übereinstimmung zwischen den Spermatophoren der europäischen und der amerikanischen Feldgrille.

Von der Ampulle aus erstreckt sich ein feiner axialer Faden (*d*) durch einen zentralen röhrenförmigen Hohlraum der Lamelle[1]) hindurch, die eine dorsoventral abgeplattete, mit für die Species konstant geformten geschweiften Ecken versehene membranöse Bildung darstellt (*e*, *c*, *f*). Der Endteil des Fadens (*d*) ist verschieden lang. So lang wie auf der Lespès'schen Abbildung habe ich ihn nur sehr selten angetroffen. Übrigens weist auch Lespès auf die verschiedene Länge des Fadens hin, er gibt an, bei leeren, vom Weibchen ausgestoßenen Spermatophoren ihn nicht mehr in dem Rohr gefunden zu haben, dies kann ich aber ebensowenig wie Baumgartner bestätigen.

Mir schien der Faden selbst gleichfalls hohl zu sein. Bei Spermatophoren, die gleich nach der Begattung dem Weibchen ent-

1) Diese Lamelle ist als „Häutchen" schon von Frisch (19) im Jahre 1730 beschrieben worden.

nommen wurden und, in 5% Formol gelegt, unter dem SEIBERT'schen binokularen Mikroskop betrachtet worden, quoll aus der Spitze des Fadens in dicken Wolken Sperma hervor. Wenigstens hatte ich den Eindruck, daß es sich um diesen Vorgang handle; es ist mir sehr unwahrscheinlich, daß aus der zentralen Tube der Lamelle das Sperma nur außen an dem Faden entlang geflossen wäre, dann hätte es sich wohl zweifellos bereits an der Basis des Endfadens in Wolken im Formol verteilen müssen.

Zu dem gleichen Resultat, daß der Faden hohl sei, kommt BAUMGARTNER, der dieses Austreten des Spermas in physiologischer Kochsalzlösung beobachtete.

LESPÈS gibt braun als die Farbe der Ampulle der Spermatophore an, während Lamelle und Endfaden farblos und durchsichtig sind. Ich habe die Erfahrung gemacht, daß zwar die Mehrzahl der Spermatophoren braune Ampullen hat, doch waren die Spermatophoren, die bei Begattungen produziert wurden, die einer anderen rasch nachfolgten, regelmäßig sehr viel heller, gelb bis fast völlig weiß.[1]) Somit scheint es, daß im „Penis" während der Aufbewahrung der Spermatophore die Bräunung erst eintritt. Die Spermatophore, die beim ersten Coitus jedes Tages abgegeben wurde, war regelmäßig ganz ausgesprochen braun. Immer weiß ist, wie LESPÈS angibt, die kleine Papille (b), die dem stumpfen Ende der Ampulle aufsitzt.

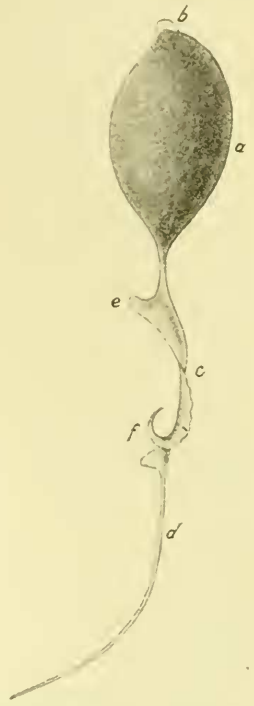

Fig. F. Spermatophore von *Liogryllus campestris* (nach LESPÈS). *a* Ampulle, *b* deren Spitzenkappe. *e*, *c*–*f* Lamelle. *d* Endfaden.

Wenn nun die Spermatophore in der Rinne des Penis liegt, so ist der Faden oralwärts, die Ampulle caudalwärts gerichtet, und wenn der Titillator, der von den männlichen Teilen am meisten oral gelegen ist, von unten in die Vulva eingehakt wird, wobei er stark nach vorn umgebogen wird, so bilden Penisrinne und Titillator

1) In einem Falle von zwei aufeinander folgenden Paarungen binnen einer $^1/_4$ Stunde hat auch BAUMGARTNER eine fast weiße Spermatophore bei der amerikanischen Art beobachtet.

einen zusammenhängenden Hohlraum. „Le crochet de l'armure génitale étant introduit dans la vulve, les deux insectes sont solidement unis. C'est à ce moment que commence l'émission du spermatophore; l'extrémité de la lamelle d'où sort le filet glisse dans une sorte de rainure creusée en arrière du crochet, par un mouvement analogue à celui que produisent les chirurgiens quand ils conduisent un bistouri sur une sonde cannelée; puis, par un mouvement rapide d'arrière en avant, la lamelle est introduite, les deux palettes qui maintiennent la vésicule s'écartent, et celle-ci reste fixée par la lamelle qui seule a pénétré dans le vagin." Dieser Schilderung Lespès' ist nichts hinzuzufügen. Somit ist der feine Stiel, an dem die Spermatophore in der Vulva hängt, die Verbindung zwischen Ampulle und Lamelle.

Die Spermatophoren der Feldgrille verbleiben nun einige Zeit in der Vulva des Weibchens, und währenddessen wird das Sperma aus der Ampulle durch Lamelle und Faden in das Receptaculum seminis geleitet. Bei dem außerordentlich häufigen Vollzug der Begattung ist es kein Wunder, daß das Receptaculum der Weibchen zu einer fast erbsengroßen, prall gefüllten Kugel anschwillt. Man hat sich wohl den inneren Vorgang bei der Entleerung der Spermatophore ähnlich vorzustellen wie den beim Einlegen in Formol beobachteten, daß das Produkt der Drüsen des Receptaculum ein Hervorquellen des Spermas bewirkt, ähnlich wie dies auch das Formol tut.

Ist das Sperma annähernd vollständig entleert — einiges davon bleibt wohl immer in der Ampulle zurück [1]) —, so hat das Verbleiben der Spermatophore in der Vulva nicht nur keinen Zweck mehr für den Organismus, sondern es ist im Gegenteil für den Vollzug weiterer Begattungen wie auch für eine etwaige Eiablage geradezu hinderlich. Somit muß die leere Spermatophore irgendwie aus der Vulva entfernt werden, und das kann auf recht verschiedene Weise geschehen. Betrachten wir zunächst die Angaben in der Literatur über diesen Punkt. Rösel gibt an, das „Tröpflein", das dem Weibchen vom Männchen angehängt wird, werde von jenem „in den Leib gezogen". Das ist schlechterdings unrichtig. Lespès, der ausführlichste Berichterstatter, gibt für *Liogryllus campestris* nur ein spontanes Herausfallen der Spermatophore aus der Vulva an. „La femelle transporte pendant quelques heures le petit appareil partie

1) Baumgartner bestreitet allerdings diese Annahme.

dans le vagin (la lamelle), partie au dehors (la vésicule); il m'a semblé qu'elle ne fait aucun effort pour s'en débarrasser, et qu'il tombe tout seul." Einmal sah Lespès ein Weibchen, das mittags 1 Uhr mit einer Spermatophore gefangen war, diese erst ungefähr abends um 7 Uhr bei einer neuen Begattung beim Besteigen des Männchens verlieren. — Auch Fischer (18) kennt nur das Herausfallen der Spermatophore nach der Entleerung.

Ganz anders lautet eine Angabe von Tümpel (33), die ich wegen ihrer Wichtigkeit wörtlich wiedergebe. Nach kurzer Schilderung der Begattung und der Spermatophore heißt es: „Und jetzt unternimmt das Weibchen etwas sehr sonderbares. Es krümmt sich nach hinten, wobei es häufig auf den Rücken fällt, und nimmt den Spermatophor, ... nachdem der Same in die weibliche Geschlechtsöffnung eingedrungen ist, mit den Kiefern oder den Vorderbeinen von der Hinterleibsspitze und frißt ihn auf."

Graber (20) beschreibt außer dem spontanen Ausfallen der Spermatophore bei *Liogryllus campestris* noch 1. Abreißen mit den Mundteilen und Fallenlassen der Spermatophore, 2. Abreißen mit den Tarsen der Vorderfüße, 3. in einem Falle, Auffressen der Spermatophore.

Da nun, wie wir später sehen werden, das Fressen der Spermatophore durch die Weibchen bei den Locustiden allgemein verbreitet ist, so wäre das Vorkommen dieses Freßinstinktes bei den Grylliden von besonderer Bedeutung. Für *Liogryllus campestris* wird also, wie wir sahen, von der einen Seite das Herausfallen, von der anderen das Fressen der Spermatophore als regelmäßiges Vorkommnis angegeben. Lespès beobachtete bei *Nemobius sylvestris* ein Herausfallen der Spermatophore nach kurzer Zeit; ich kann diese Angabe nur bestätigen. Boldyrev fand das Gleiche bei *Gryllus desertus*. Sehr interessant ist aber, was dieser Autor über das Auftreten eines dem „Freßinstinkt" mindestens verwandten Triebes bei *Gr. domesticus* angibt: während hier unter normalen Umständen das Weibchen die Spermatophore nach $1-1^1/_4$ Stunden durch Zusammendrücken des Hinterleibes entleert, kommt es vor, daß es bei plötzlichem Schreck (grelle Belichtung u. dgl.) die noch gefüllte Ampulle der Spermatophore abbeißt und entweder fallen läßt oder aber auffrißt.

Ich hatte nun bei meinem gefangenen Pärchen mit seinen außerordentlich häufigen Begattungen genügend Gelegenheit, die Frage, ob die weibliche Feldgrille die Spermatophoren einigermaßen regel-

mäßig fresse, genauer nachzuprüfen, und ich bin dabei zu mich überraschenden Ergebnissen gekommen. In der ersten Zeit der Gefangenschaft sah ich ganz regelmäßig das Weibchen die Spermatophore auffressen. Dabei muß sich das Tier naturgemäß stark ventral krümmen, bis es mit den Freßwerkzeugen die Vulva erreicht. Das ist wegen der Dicke des Hinterleibes nicht leicht, während Locustidenweibchen meist ohne irgendwelche Anstrengung die gleiche Prozedur ausführen. Meist fällt das Weibchen dabei auf eine Seite, nicht aber auf den Rücken. Sehr häufig mißlingen diese Versuche, und dann tritt eine längere Pause ein, nach deren Ablauf das Gleiche wieder vorgenommen wird, bis es schließlich gelingt, die Ampulle der Spermatophore mit den Kiefern zu packen. Nun wird die ganze Spermatophore (inkl. Lamelle) hervorgezogen, die Ampulle mit hörbarem Knacken zerbissen und aufgefressen. Das ist wenigstens die Regel, einmal schien mir aber, so wie es Boldyrev für die Hausgrille beschreibt, das Weibchen nur die leere Ampulle abzubeißen und zu fressen. Gerade in diesem Falle war der Vorgang wegen ungünstiger Stellung des Tieres nicht genau zu beobachten. Die kürzeste beobachtete Zeit zwischen Begattung und Abfressen der Spermatophore waren 7, die längste 112 Minuten. Als Mittelwert wurden 62 Minuten ausgerechnet. Auffallend war die Erscheinung, daß das Männchen, das nach der Begattung in der geschilderten Weise als Zeichen nachklingender Erregung die Fühler schüttelte, in dieser Zeit nicht vom Weibchen wich, es überallhin verfolgte und es an dem Fressen der Spermatophore deutlich zu hindern suchte, öfters mit Erfolg, so daß sich das Weibchen schließlich in einen Winkel des Behälters zurückziehen und einen unbewachten Moment benutzen mußte, um sich der leeren Spermatophore zu entledigen. War diese gefressen, so kümmerte sich das Männchen nicht mehr um das Weibchen, bis es schließlich durch Zirpen seine wieder aufgetretene Begattungslust anzeigte.

Diese Dinge spielten sich in der ersten Zeit, in der ich meine Gefangenen hielt, mit solcher Regelmäßigkeit ab, daß ich sie für die allein herrschende Regel hielt. Am 27. Juni (die Tiere waren seit dem 10. Juni in Gefangenschaft) wurde zum ersten Mal ein wesentlich anderes Verhalten beobachtet. Es trat das ein, was Lespès in einem Falle beobachtet hatte: das Weibchen trug bei der Einleitung einer Begattung noch die leere Spermatophore vom (nicht beobachteten) vorangegangenen Coitus in der Vulva. Dieses Verhalten wurde später noch in 7 Fällen beobachtet, und dabei fiel entweder,

wie in dem Lespès'schen Falle, die Spermatophore beim Aufsteigen des Weibchens auf das Männchen heraus, oder aber sie wurde erst bei dessen Versuchen, seinen Titillator in die Vulva einzubringen, mechanisch entfernt. In solchen Fällen blieb sie denn gelegentlich am Männchen, einmal auch an der Legröhre des Weibchens hängen, während sie gewöhnlich auf den Boden fällt. Sie ist dann völlig unverletzt, der Endfaden nicht immer, wie Lespès meint, abgerissen, die Ampulle enthält nur noch sehr wenig Sperma. Eine noch gefüllte und eine durchsichtige leere Spermatophore läßt sich übrigens schon makroskopisch leicht unterscheiden.

Am 29./6. wurde wieder zweimal das Fressen der Spermatophore beobachtet, von da ab nicht mehr. Möglicherweise hängt diese auffallende Änderung im Verhalten des Tieres damit zusammen, daß die zunehmende Fülle des Abdomens das Krümmen des Körpers mehr und mehr erschwerten. Jedenfalls wurde jetzt regelmäßig die Spermatophore bis zum nächsten Coitus mit herumgetragen oder beim Herumlaufen verloren.

Von besonderem Interesse war nun, daß Baumgartner ein ähnliches unregelmäßiges Verhalten des Weibchens bei der amerikanischen Feldgrille beobachtet hat:

„The female carries the vesicle very frequently until she is about to mate again. If this comes soon after a previous copulation, she will remove the vesicle. She does this with her mouth parts, bending the abdomen ventrally, she may place herself partly on her back and holding the abdomen against the ground force her mouth parts back so as to reach the ampulla of the spermatophore. If the abdomen is too much distended by eggs, she frequently rubs it off by dragging the abdomen on the ground. The longer a spermatophore has been carried by a female the easier it is removed. In only one instance did I see a female mount upon a male with the sperm bearer still in place. After a good many efforts the male succeeded in pushing the old spermatophore partially out of the way and placing a new one. The female then carried both, the old one apparently hanging on by one hook."

Nicht gesehen habe ich das Scheuern des Weibchens mit dem Hinterleibe zur Entfernung der Spermatophore. Im übrigen scheinen sich die Feldgrille Europas und die Amerikas untereinander ähnlich in der Ausbildung des „Freßinstinktes" zu erhalten, der bei ihnen stärker als bei der Gruppe *Gryllus desertus-domesticus* und zumal bei *Nemobius* entwickelt ist.

Zu erwähnen ist hier, daß auch männliche Grillen ihre Spermatophoren, die sie ausgestoßen haben, wenn kein Weibchen zur Begattung vorhanden ist, gelegentlich auffressen. Die Produktion überaus zahlreicher Spermatophoren durch ein Männchen während der Zeit seiner sexuellen Reife bedingt es, daß auch isolierte Männchen die Spermatophoren nach außen absetzen, wie Fischer, Lespès, Graber und Baumgartner schon angeben. Von dem Fressen der Spermatophore durch das Männchen spricht Tümpel. Das Männchen meines Paares kam bei der großen Begattungslust seines Weibchens kaum in die Lage, Spermatophoren außerhalb des Coitus auszustoßen, dagegen wurde bei anderen gefangenen Männchen dergleichen beobachtet; ich stehe aber nicht an, das ganze Verfahren bei *Liogryllus* mit Baumgartner für nicht normal zu halten; für *Nemobius sylvestris* bin ich dagegen über diesen Punkt im Zweifel. Insbesondere scheint der Instinkt des Männchens, Spermatophoren zu fressen, bei der Waldgrille ausgebildeter zu sein als bei der Feldgrille.

Von besonderem Interesse scheint mir die bei *Liogryllus campestris* (und wohl auch bei anderen Grylliden) sich findende Häufigkeit der Begattungen. Es ist eine früher oft geäußerte Meinung, bei Insecten sei durchweg die einmalige Begattung das allein Normale. Im Jahre 1838 schrieb Lacordaire (25) den Satz: „Les insectes femelles ne s'accouplent qu'une seule fois dans le cours de leur vie, quelle que soit la durée de celle-ci, du moins nous ne connaissons aucun exemple du contraire. Mais il est certain que cela n'est pas une règle constante pour le sexe opposé." Und 1912 steht Blunck (5) noch auf dem gleichen Standpunkt, den er ausgehend von seinen Studien an *Dytiscus marginalis* gewinnt. Nun ist durchaus nicht zu bestreiten, daß für die Mehrzahl der Insecten einmalige Begattung beider Geschlechter das häufigste ist, und wir werden unter den Locustiden typische Beispiele für dieses Verhalten antreffen. Gibt es doch sogar Schmetterlinge [1]), bei denen Teile des Penis nach der Copulation in der Bursa copulatrix des Weibchens zurückbleiben, so daß hier für das Männchen eine zweite Begattung absolut unmöglich gemacht wird. Aber gerade bei der Feldgrille hat sich, vielleicht unter dem Einfluß des mindestens zeitweise monogamen Zusammenlebens zweier Tiere, die häufige Ausübung der Begattung

1) Beobachtung von Petersen; mündliche Mitteilung von Herrn Kollegen Dampf.

der Individuen eines Paares ausgebildet. Ich bin mir dabei bewußt, daß ich meine Beobachtungen an Gefangenen gemacht habe und daß vielleicht im Freien Abänderungen des Verhaltens vorkommen mögen. Aber schon die außerordentlich große Produktivität der Männchen an Spermatophoren, die doch unmöglich nur zum Entleeren ins Freie bestimmt sein können, spricht für die hier für das Männchen notwendige sehr häufige Begattung. Und andrerseits sind auch die Weibchen lange Zeit hindurch begattungslustig, was sie nicht hindert, zwischendurch schon Eier zu legen. Bei Feld- und Waldgrille sah ich Weibchen zwischen zwei Copulationen eifrig mit der Eiablage beschäftigt.

Die Tatsache, daß ein Grillenweibchen sich öfters begatten läßt, ist schon Rösel bekannt; auch Lespès ist, wie kaum zu erwähnen nötig, Zeuge vieler Begattungen eines Paares gewesen. Ferner verdanken wir Graber (20) sehr genaue Angaben über die Anzahl der Begattungen gefangener Feldgrillen. Tümpel (33) gibt an, ein Weibchen begatte sich sogar 10—12mal. Diese Zahl ist viel zu niedrig gegriffen. Wenn aber Baumgartner meint, Lespès habe das Intervall zwischen zwei Begattungen der Feldgrille mit etwa einer Stunde zu lang angegeben, so scheint hier ein Unterschied im Verhalten der europäischen und der amerikanischen Feldgrille gegeben, denn bei meinen genau protokollierten Beobachtungen lag mindestens ungefähr eine, oft mehrere Stunden zwischen zwei Begattungen.

Mein Feldgrillenpaar, das vor meinen Augen 48 Copulationen ausführte, hat sich nachgewiesenermaßen in der Zeit vom 11. Juni bis zum 26. Juli 1912 76mal gepaart, was aus der Zahl der beobachteten Spermatophoren hervorging; dabei ist wohl sicher, daß auch noch außerhalb der Beobachtungszeiten Copulationen stattgefunden haben. Der Gegenstand erscheint mir wichtig genug, um meine Beobachtungen in Form einer Tabelle im einzelnen hier anzugeben.

Diese Tabelle zeigt einmal, daß — abgesehen von einem Sonntage, der für die Beobachtungen nicht in Betracht kommt, weil ich an ihm nicht nach meinen Gefangenen gesehen habe — an einigen Tagen keine Begattung in der Beobachtungszeit stattfand, daß andererseits wieder Perioden größerer Geschlechtstätigkeit mit drei- bis viermaliger Begattung am Tage auftraten. Ferner scheint von Interesse die Tatsache, daß die Eiablage sowohl in begattungslose wie auch in begattungsreiche Zeiten fallen kann und daß die Be-

gattungstätigkeit der Eltern noch eine ganze Weile fortgesetzt wird, wenn bereits die Jungen aus den ersten Gelegen ausgeschlüpft sind. Daraus erklärt sich, daß man im Freien in einer Gegend Grillenlarven sehr verschiedener Entwicklungsstufen gleichzeitig vorfindet.

| 1912 Monat | Tag | Coitus | Bemerkungen | 1912 Monat | Tag | Coitus | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Juni | 11. | 1 | | Juli | 4. | — | keine Begattung |
| | 12. | 1 | | | 5. | — | „ |
| | 13. | 1 | | | 6. | 1 | |
| | 14. | 1 | | | 7. | 1 | |
| | 15. | 2 | | | 8. | 2 | |
| | 16. | 1 | | | 9. | 2 | |
| | 17. | 1 | | | 10. | 3 | |
| | 18. | kein C. | | | 11. | 4 | |
| | 19. | 2 | | | 12. | 2 | |
| | 20. | 2 | | | 13. | 3 | |
| | 21. | 2 | | | 14. | 2 | Junge ausgeschl. |
| | 22. | kein C. | ♀ sehr dick | | 15. | 2 | |
| | 23. | — | keine Beobacht. | | 16. | 2 | vom 15. an zwischen den Copulationen vergebliche Versuche |
| | 24. | 2 | | | 17. | 2 | |
| | 25. | 2 | | | 18. | 4 | |
| | 26. | 3 | Eiablage | | 19. | 3 | |
| | 27. | 3 | | | 20. | — | |
| | 28. | 3 | | | 21. | 1 | |
| | 29. | 3 | Eiablage | | 22. | 2 | |
| | 30. | 2 | „ | | 23. | 2 | |
| Juli | 1. | 1 | | | 24. | 1 | |
| | 2. | 3 | | | 25. | — | vergebl. Versuch |
| | 3. | — | keine Begattung | | 26. | 1 | |
| | Sa. | 36 | | | Sa. | 40 | |

Sa. Sa.: 76 Begattungen.

Die Lebensweise gerade der Feldgrille in tieferen Erdlöchern erleichtert das monogame Zusammenleben eines Paares bedeutend. Dies wird außerdem noch dadurch gewährleistet, daß das Männchen alle Nebenbuhler zu vertreiben sucht, wobei häufig Kämpfe stattfinden, die meist für einen Partner tödlich enden, zuweilen auch für beide mit Verletzungen verbunden sind.

Bedeutend weniger leicht zu beobachten als die der Feldgrille ist die Begattung der Hausgrille, weil hier die Weibchen bedeutend weniger geneigt zur Paarung sind als die Feldgrillenweibchen. Daher zirpen hier die Männchen oft stundenlang vergeblich vor dem Weibchen. Es ist mir erst spät gelungen, Beobachtungsmaterial von *Gryllus domesticus* zu bekommen, da in Breslau diese Art völlig ausgestorben zu sein scheint. Auch aus Wien und Berlin konnte ich aus früher ergiebigen Quellen keine Heimchen

mehr bekommen, da die alten Fundorte (das alte Vogelhaus des Berliner Zoologischen Gartens und ein altes Wiener Vorstadthaus) nach Umbau oder Renovation von den Heimchen gemieden wurden. Schließlich konnte ich mir aus Quedlinburg eine Sendung beschaffen, und die Tiere schritten, da sie gut untergebracht werden konnten, schon am ersten Tage der Gefangenschaft zur Fortpflanzung.

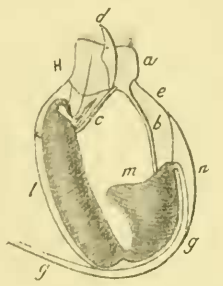

Fig. G. Penis mit Spermatophore von *Gryllus domesticus* (nach Lespès). Erklärung wie Fig. B.

Rösel (17) war wohl der erste Beobachter der Begattung der Hausgrille; Lespès konnte den Vorgang selbst nicht sehen, fand aber Weibchen mit Spermatophoren vor und bildet eine solche ab, ebenso die männlichen äußeren Geschlechtsorgane (Fig. G), von denen auch Brunner (10) eine schematische Abbildung gibt (Fig. Cb).

Baumgartner konnte wiederholt die Copulation der Hausgrille beobachten, gibt an, sie sei viel schwerer zu beobachten als die der Feldgrille, und erklärt die Unterschiede in der Begattungsweise beider Arten für ganz unwesentlich, ebenso wie schon Rösel beide für völlig gleich erklärt hatte.

Ich möchte hier kurz auf die immerhin vorhandenen Unterschiede gegenüber der Copulation von *Liogryllus campestris* hinweisen. Bei der Hausgrille leben nicht einzelne Paare in einer Art von Monogamie zusammen. Das Verhalten des Männchens bei dem Vorspiel zur Begattung ist sehr ähnlich dem der Feldgrille. Nur ist das Zirpen einer viel stärkeren Modulation fähig, das eigentümliche Schnurren mit den Flügelzacken findet sich auch hier. Weniger ausgeprägt, aber vorhanden sind die stoßenden Bewegungen des Männchens nach hinten, die auch von leichten seitlichen Schwankungen begleitet sind. Der männliche Hinterleib wird ebenso wie bei *Liogryllus* stark in die Länge gestreckt, so daß er schließlich die langen Flügelgräten überragt. Die Spermatophorenspitze und die haltenden Klappen ragen im Zustand der Begattungsbereitschaft weiter aus der Subgenitalplatte hervor.

Das Weibchen benagt auch hier die männliche Hinterleibsspitze. Wenn es sich zum Besteigen des Männchens anschickt, schiebt sich dieses nach hinten, der Titillator hakt hinter und über der weiblichen Subgenitalplatte ein, und nun sitzen, im Gegensatz zu einem Feldgrillenpärchen, beide Partner bis über eine Minute lang fast ganz

regungslos. Dabei sind sie eng verbunden, und zwischen ihren beiden Hinterleibsspitzen sieht man die Spermatophore innerhalb des Halteapparats, der zum männlichen „Penis“ gehört. Rösel's Schilderung, daß die Paarung bei dieser Art ohne Bewegung — abgesehen von starken Atembewegungen — vollzogen werde, besteht also vollkommen zu recht. Insbesondere fehlen die Dreh- und Hebebewegungen des männlichen Kopfes. Hat dieser Zustand etwa $1^1/_2$ Minuten gedauert, so drückt das Männchen seine Hinterleibsspitze nach oben und vorn, der Titillator löst sich aus der Vulva, die beiden Penisklappen öffnen sich, und die Spermatophore fällt mit ihrer Ampulle etwas herab und hängt wie bei der Feldgrille an ihrem Stiel in der Vulva.

Die Spermatophore selbst (Fig. H, Taf. 18 Fig. 2) ist der der Feldgrille sehr ähnlich, besonders nicht soviel größer als diese, wie man es aus Lespès' Abbildungen vermuten könnte. Relativ ist sie bedeutend größer als die der Feldgrille, absolut nur sehr wenig. Sie ist leuchtend weiß in frischem Zustande, gelbbraun, wie bei *Liogryllus* habe ich nicht gesehen. Charakteristisch für sie ist außerdem eine undurchsichtige weiße Kappe, die der sonst durchsichtigen Ampulle an deren freiem Ende aufsitzt. Der Faden ist ähnlich wie bei *Liogryllus* gestaltet, die Lamelle besitzt größere, dreieckige, seitliche Fortsätze.

Ein Auffressen der Spermatophore durch das Weibchen habe ich nicht gesehen. Bolivarev's Beobachtungen über diesen Punkt an *Gr. domesticus* und *desertus* wurden bereits (S. 433) erwähnt. In abnormen Fällen wird danach auch bei der Hausgrille zuweilen die Spermatophore durch Abbeißen aus der Vulva entfernt. Das Männchen kümmert sich auch hier nach der Begattung noch eine Zeit lang um das Weibchen, streichelt es mit den Fühlern und stößt es mit dem Kopf. Dabei klopft das Männchen oft laut hörbar mit den Sprungbeinen auf.

Von anderen europäischen Grylliden habe ich nur noch *Nemobius sylvestris* in mehreren Paaren im Sommer 1912 in Gamburg a. Tauber in Gefangenschaft gehalten, öfters Männchen mit reifen und frisch befruchtete Weibchen mit anhängenden Spermatophoren getroffen, aber nur 2mal, und zwar bei einem Pärchen, am 15. und 16. September den Copulationsvorgang beobachten können. Der Grund für die auch von Baumgartner betonte Schwierigkeit der Beobachtung der Copulation bei dieser Gattung ist der, daß die Tiere zur Begattungszeit an Örtlichkeiten leben, an denen sich viele dürre

Blätter finden, hauptsächlich an Waldrändern und an Berghängen, die mit Obstbäumen bepflanzt sind, und daß sich die Begattung unter dem Laube abspielt. Auch meine Gefangenen, von denen die Männchen oft stundenlang zirpten, verkrochen sich vor der Copulation immer unter die in den Käfig gelegten Blätter. Schließlich setzte ich ein Pärchen in ein Glasgefäß, dessen Boden ich nur mit einer flachen Mooslage bedeckte, ohne daß irgendwelche Blätter mit hineingegeben wurden. Nun konnte die Copulation beobachtet werden. Sie selbst

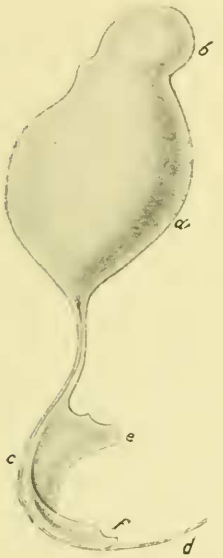


Fig. H.

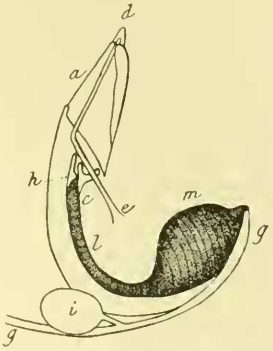


Fig. J.

Fig. H. Spermatophore von *Gryllus domesticus* (nach Lespès). *a* Ampulle, *b* deren Klappe. *d* Endfaden. *c*, *e*, *f* Lamelle.

Fig. J. Penis mit Spermatophore von *Nemobius sylvestris* (nach Lespès). *a*, *d*, *e*, *c*, *h* chitinöse Bestandteile (Titillator). *g*, *i* Ductus ejaculatoris mit Drüsen. *ml* Spermatophore.

und die sie begleitenden Vorgänge bieten eine ganze Reihe von Abweichung von dem, was bei der Feldgrille zu beobachten ist. Für die amerikanische Art *Nemobius fasciatus* gibt Baumgartner an, daß auch bei ihr die Begattung schwer zu sehen sei, im übrigen aber sehr ähnlich wie bei der Feldgrille verlaufe, bis auf größere Aktivität des Männchens und Passivität des Weibchens. Da die Spermatophore dieser Art von der unserer einheimischen nach einer Photographie, die Baumgartner gibt, kaum abweicht, so muß es sehr überraschen, daß die sehr auffallenden biologischen Besonderheiten, die *N. sylvestris* auszeichnen, bei *N. fasciatus* zu fehlen scheinen. In morphologischer Beziehung ist der Hinterleib des Männchens von *N. sylvestris*, wie Lespès (26) (der keine Copulation bei dieser Species

beobachten konnte) ausführlich erörtert und abbildet, anders geformt als bei den bisher besprochenen Arten. Der „Penis“ ist verhältnismäßig sehr lang, das Analsegment sehr kurz, so daß das Männchen den Penis und die in dessen Rinne liegende Spermatophore (Fig. J) völlig entblößen kann. Das geschieht denn auch bereits während des Zirpens. Lespès sagt: „Quand un Spermatophore a été produit, et qu'il a pris place entre ces palettes [die hornigen seitlichen Platten, die die Spermatophoren halten], il ne peut être couvert par la plaque dorsale (ennato-tergite) qui est assez peu développée, de sorte qu'on le voit sous forme d'une papille ronde à l'extrémité de l'abdomen“. Fig. 1, Taf. 17 zeigt die äußeren Genitalien eines konservierten Männchens unserer Art in ein- und ausgestülptem Zustand.

Wenn ein Männchen begattungsbereit ist, so ist dies bei der Waldgrille sehr viel leichter äußerlich zu erkennen als bei der Feldgrille. Denn die gesamte Ampulle der Spermatophore ragt dann frei nach hinten über sein Hinterleibsende hinweg. Es ist ein seltsamer Anblick, an dem schwarzen Hinterleib des Tieres aus dem lang hervorgestreckten rotbräunlichen Penis die rein weiße, kuglige Ampulle hervorleuchten zu sehen. Ich hatte, im Freien und in Gefangenschaft, bereits öfters Männchen in diesem Zustande gesehen, einmal deckte ich ein unter Laub verkrochenes gefangenes Pärchen auf, als das Männchen zirpte. Dieses trug eine Spermatophore an der Hinterleibsspitze. Ich ließ die Tiere in Ruhe in ihrem Versteck und sah nach ungefähr $^1/_4$ Stunde wieder nach ihnen. Nun war die Spermatophore beim Männchen verschwunden, dafür saß sie in der Vulva des Weibchens.

Am nächsten Tage sah ich das Männchen eines anderen Paares, des erwähnten, dem ich kein Laub in den Behälter gegeben hatte, mit einer Spermatophore. Es zirpte heftig, und es waren, wie ich bei dieser Art schon oft beobachtet hatte, die langen regelmäßigen Töne von Zeit zu Zeit von stoßenden Bewegungen des Körpers begleitet, ähnlich, wie sie das Männchen von *Liogryllus campestris* bei der Annäherung des Weibchens als Einleitung zur Begattung ausführt. Als solche sind sie aber bei *Nemobius* nicht aufzufassen, sie werden auch ausgeführt, wenn das Weibchen noch weit entfernt ist. Der die Spermatophore tragende Penis ist weit vorgestreckt, und jene wird hier, im Gegensatz zur Feldgrille, zwar auch von zwei hornigen Platten gehalten, aber nicht an ihrer Ampulle, sondern an dem darauf folgenden Abschnitt, der von dem Achsenfaden durch-

zogenen Lamelle. Dadurch wird ein anderer Verlauf der Begattung als bei *Liogryllus campestris* bedingt.

Ist das Weibchen schließlich zur Begattung bereit, so nähert es sich von hinten dem Männchen bis auf etwa 2—3 cm. Nun fängt dieses an, die Art seines Zirpens zu ändern: es bringt nur noch ganz leise, zarte Töne hervor und streckt sich dabei bedeutend in die Länge, so daß sein Rücken bei gesenkter Hinterleibsspitze ganz flach wird. Die Flügeldecken werden gesenkt und liegen schließlich dem Körper dicht an. Das Weibchen geht nun vorwärts und besteigt das regungslos sitzende Männchen. Sind die Hinterleibsspitzen in der richtigen Lage übereinander, so hebt das Männchen die seinige, drückt mit einer einzigen, rapiden Bewegung von unten hinten nach oben vorn mit seinem Titillator dem Weibchen den Spermatophorenstiel in die Vulva und springt mit einem Satz unter dem Weibchen weg, etwa 2—3 cm weit nach vorn. Hier bleibt es ruhig sitzen. Das Weibchen trägt nach diesem kaum eine Sekunde währenden Vorgange die Spermatophore in ganz der gleichen Weise wie das Weibchen der Feldgrille. Nun folgt ein höchst eigentümliches Nachspiel der Begattung, für das ich bei keinem anderen Grylliden oder Locustiden ein Analogon kenne: das Weibchen steigt, etwa $^1/_4$ Minute nach der Copulation, abermals dem Männchen auf den Rücken, bis es mit dem Kopf über dessen Flügeldecken angekommen ist, die es heftig zu benagen und zu belecken beginnt. Dadurch werden beim Männchen Reflexbewegungen ausgelöst, ähnlich wie sie bei dem Feldgrillenmännchen vor der Begattung im Erregungsstadium durch die gleiche Berührung hervorgerufen werden. Doch sind sie hier, bei *Nemobius*, viel heftiger, das Männchen stößt seinen Körper rhythmisch heftig nach hinten, doch nur soweit, daß er nicht an die Spermatophore rührt, die das Weibchen trägt. Dieser Vorgang dauert fast 4 Minuten, also ungleich viel länger als die Begattung selbst. Dann steigt das Weibchen vom Männchen, und die Geschlechter kümmern sich zunächst nicht mehr umeinander. Ich betone besonders, daß die Begattung selbst und das eben geschilderte Nachspiel in den beiden von mir beobachteten Fällen völlig gleich verliefen, so daß es sich zweifellos um normale Dinge handelt. Ich konnte später bei meinem Pärchen nie wieder eine Copulation beobachten. Erwähnt sei noch, daß zwischen den beiden Begattungen, am 15. 9. nachmittags, eine Eiablage in Moos stattfand, mit dem der Boden des Behälters bedeckt war.

Ich habe nach der Beobachtung meiner Gefangenen Grund zu

der Annahme, daß bei *Nemobius* zwar wiederholt Begattungen stattfinden, aber bei weitem nicht so viele wie bei *Liogryllus*. Ich sah oft Männchen, auch im Freien, mit weit vorgestrecktem Penis, aus dem keine Spermatophore hervorsah. Mein gefangenes Männchen zirpte in diesem Zustande immer besonders heftig, aber das Weibchen kümmerte sich nicht darum. Nun endete die Erregung des Männchens immer auf eine sehr seltsame Weise so, daß dieses aus seiner Genitalöffnung unter heftigen Preßbewegungen ein durchsichtiges, dünnes, glasiges, etwa 1 mm langes Gebilde nach außen entleerte, das dem Stiel einer Spermatophore glich, und daß es dieses Gebilde dann sofort auffraß, nachdem es sich rasch umgedreht hatte.

Fig. K.
Spermatophore von *Nemobius sylvestris* (nach Lespès). *a* Ampulle. *c—f* Lamelle. *d* Endfaden.

Dieser Vorgang wurde in der Zeit nach dem 16. September häufig beobachtet, aber weder ein Coitus noch das Vorhandensein einer Spermatophore beim Männchen. Erst am Vormittag des 2. Oktobers trug dieses wiederum die weithin sichtbare Ampulle einer solchen am Hinterleibsende herum, und ich erwartete bestimmt eine Copulation. Aber das Weibchen kümmerte sich nicht um das sehr erregte Männchen, das schließlich, kurz vor 12 Uhr mittags, die normale Spermatophore ebenso herausdrückte wie sonst die stielartigen Gebilde und sich auch anschickte, sie zu fressen. Daran wurde es aber durch mich gehindert, da ich die wohlerhaltene Spermatophore in Formol konservierte, die in Fig. 3, Taf. 18, dargestellt ist.

Soweit meine Beobachtungen reichen, konnte ich nichts von einem Instinkt der Weibchen, die Spermatophore zu fressen, feststellen. In einem Falle fand ich die Spermatophore, die kurz vorher ein Weibchen getragen hatte, an der Wand des Glasbehälters angeklebt, in mehreren anderen Fällen war sie nach kurzer Zeit (wie dies auch Lespès angibt) verschwunden, ohne daß ich die Art ihrer Beseitigung hätte beobachten können.

Die Spermatophore (Fig. K) selbst besitzt eine kuglige, in frischem Zustand leuchtend weiße, glasige, wie Lespès angibt, sehr zerbrechliche Ampulle, die relativ viel größer ist als die der Feldgrillen-Spermatophore. Die Lamelle ist außerordentlich schmal und fast ohne seitliche Fortsätze, so daß die in der Vulva steckende Partie zum größten Teil aus dem Achsenfaden besteht. Die sehr ähnlich

gestaltete Spermatophore von *Nemobius fasciatus* zeigt die Baumgartner entnommene Fig. E *4*.

In der Literatur finde ich Angaben über die Copulation einer Angehörigen der auch in Europa vertretenen Gattung *Oecanthus*, der Blütengrille, die eine locustidenähnliche Lebensweise auf Sträuchern führt. Nach Fabre's Mitteilungen spielt sich bei der südeuropäischen Art *Oecanthus pellucens* Scop. das Sexualleben in den Abendstunden nach Eintritt der Dunkelheit ab. Es ist mir nicht bekannt, daß von irgendeinem Beobachter bisher die Begattung dieser Species beobachtet worden wäre. Wohl aber ist dies der Fall bei der amerikanischen Form, *Oecanthus fasciatus* Fisch., deren Lebensweise durch Hankock (22) geschildert worden ist.

Auch bei dieser Grille ist, obwohl die Fundamentalvorgänge auch hier durchaus mit den bei der Feldgrille als Paradigma beschriebenen übereinstimmen, in vielen Einzelheiten wiederum ein ganz besonderer Typus ausgebildet. Hankock schildert die hier in Betracht kommenden Vorgänge folgendermaßen: das Männchen zirpt, und das herzugekommene Weibchen besteigt den Rücken des Männchens, das die Flügel hochgestellt hat. Zwischen den Flügeln des Männchens sitzt ein drüsiges Organ, das einen Saft absondert, den das Weibchen begierig aufleckt. Diese Tätigkeit veranlaßt das Männchen, die Flügel noch höher zu heben, und nachdem sich dieser Vorgang einige Male wiederholt hat, besteigt das Weibchen abermals das Männchen, und es erfolgt die Begattung, bei der in einem nur wenige Sekunden dauernden Akte die Spermatophore übertragen wird. Nach der Copulation reinigt das Weibchen mit den Mundteilen die Legeröhre.

Aus dieser Schilderung geht hervor, daß das Belecken des Metathorax und vielleicht der Basis der Abdomens des Männchens durch das Weibchen hier im lebhaften Gegensatz zu *Nemobius sylvestris* vor der Copulation stattfindet, hier offenbar als ein Reizmittel, wohl für beide Geschlechter. Ganz besonders interessant ist die von Hankock konstatierte Tatsache, daß auf der Rückenfläche des Männchens die Secretion eines Saftes stattfindet, der vom Weibchen aufgeleckt wird. Der eigentümliche Vorgang des Beleckens oder Benagens der Dorsalfläche des männlichen Hinterleibes und auch der Flügeldecken wird uns bei der Besprechung der Locustidenbegattung noch mehrfach zu beschäftigen haben.

Fraglich erscheint es, ob die „Reinigung der Legeröhre" mit den Mundteilen beim Weibchen etwas zu tun hat mit dem „Freß-

instinkt", von dem wiederholt die Rede war. Die kurzen Angaben von Hankock über die offenbar sehr interessanten Begattungsgewohnheiten von *Oecanthus* verdienen es, erweitert und ergänzt zu werden, insbesondere wären Beobachtungen an *Oecanthus pellucens* dringend erwünscht.

### b) *Gryllotalpa vulgaris* L.

Über die Begattung von *Gryllotalpa* liegen einige ältere, sehr allgemeine, kurze Angaben vor, nach denen sich dieser Vorgang im Juni oder Juli nachts über der Erde abspielen soll. Genaue Angaben hat Baumgartner (2) im Jahre 1911 gemacht, die ich wörtlich wiedergebe, weil nach ihnen die Copulation und die Spermatophore von *Gryllotalpa* von allem abweichen würde, was bisher von den Grylliden bekannt ist.

„The courting is somewhat similar to that in *Gryllus*. The male calls the ♀ with loud, long chirps. As she approaches the chirps become short and much softer. He then frequently turns the abdomen towards her. As the pair get ready to copulate the position assumed is quite different from that of any other animals of which I know. They turn posterior end to posterior end, and ventral side to ventral side, so that the cloacal openings are just opposite each other. The ♀ stands erect with her abdomen slightly raised, while the ♂ lies on his back. The abdomens are tightly held together by hooks. . . . The sperm were carried to the ♀ by a spermatophore. The time it takes for the transfer is not over a minute; but the pair kept their relative position, the abdomens simply touching each other, for more then 10 minutes. After disturbance the ♂ followed the ♀ and again assumed this relative position, but no further transfer of a spermatophore occurred."

„As the vesicle was being transferred, or just after it had been put in place, there was an outflow of some transparent fluid on either side of the vesicle. This soon hardened. It is this part of the apparatus that the ♀ was chewing. The spermatophore was found to consist of an oval ampulla which contained the sperm in the cavity at the center. At one end of the ampulla there is a projection by which the apparatus is held in the vagina, and through which the sperma are carried into the spermatotheca. On either side of this projection is an irregularly shaped mass formed by the above-mentioned outflowing fluid during the transfer. The 2 sides are unlike, as part of one side was pulled and eaten away by the

♀, and the other side was pressed out of shape by some falling sand before it had time to harden."

An diesen beiden Seitenteilen frißt das Weibchen unmittelbar nach der Begattung, wie das der Locustide *Diestrammena*. Aber dabei tritt etwas Ähnliches ein, wie ich es bei den Männchen von *Liogryllus campestris* öfters sah, wenn das Weibchen die Spermatophore kurz nach der Begattung fressen wollte: es wird vom Männchen daran gehindert, im Falle der Feldgrille durch Stoßen mit dem Kopfe, bei *Gryllotalpa* aber nach Baumgartner dadurch, daß das Männchen sich, wie oben beschrieben, wieder in die Begattungsstellung begibt. Dann hört jedesmal das Weibchen sofort auf zu fressen. Baumgartner schließt daraus, „that the long lying in the position of copulation was to prevent the female from chewing at the spermatophore too soon and thus preventing the proper injection of the sperm". Nach der Trennung der Geschlechter trägt das Weibchen die Spermatophore noch etwa $^1/_2$ Stunde herum, ohne an ihr zu fressen, dann verliert es sie.

Danach würde die Stellung gänzlich von der aller bisher besprochenen Grillen abweichen, da kein Besteigen des Männchens durch das Weibchen stattfände. Ferner würde die Spermatophore außer ihrer Ampulle und dem Stiel noch besondere Secretmassen und eine Hüllsubstanz aufweisen, die die Freßlust des Weibchens besonders anregt und die uns bei allen Locustiden wieder begegnen wird.

Ich war nun am 10./5. 1913 zum 1., am 31./5. zum 2. Male [1]) Zeuge der Copulation zweier von mir in Gefangenschaft gehaltener Maulwurfsgrillenpärchen, und da ich Baumgartner's Schilderung, allerdings erst kurz vorher, kennen gelernt hatte, mußte ich in höchstem Maße erstaunt sein, daß sich der Vorgang ganz anders abspielte, als sich nach der Schilderung dieses Autors erwarten ließ:

Das Männchen zirpt, wie Baumgartner es schildert, laut und, je mehr sich seine Erregung steigert, desto länger hintereinander, wenn es mit dem Weibchen in dessen unterirdischem Gang in Berührung kommt. Dabei dreht sich das Männchen, oft mit erstaunlicher Schnelligkeit, so herum, daß es dem Weibchen sein Hinterende zukehrt, und nun spielen beim Männchen die Cerci eine Rolle als Tast- und Vermittlungsorgane zwischen den beiden Tieren, wie

1) Anm. während der Korrektur: Später noch bei 2 anderen Pärchen.

sie sonst bei Insecten und auch bei der weiblichen *Gryllotalpa* die Fühler spielen. Das Zirpen des männlichen Tieres geschieht ganz wie bei anderen Grillen; das Weibchen zirpt niemals aus geschlechtlicher Erregung, sondern dann, wenn es plötzlich mit dem Männchen im Gang zusammentrifft. Das Geräusch, das es dann hören läßt, ist kurz, rauh und schrill. Auch bei der männlichen Maulwurfsgrille ist das Zirpen von rhythmischen Stößen des ganzen Körpers nach vorn und hinten begleitet, und zwar erfolgen sie vor jedesmaligem Flügelheben.

Sehr häufig verlaufen die Anstrengungen des Männchens erfolglos. Ist das Weibchen begattungsbereit, so läuft es in seiner Röhre rasch bis dicht hinter das Männchen, nachdem es sich längere Zeit hindurch hat locken lassen. Das Männchen zeigt nun immer stärker werdende Zeichen der Erregung, zirpt lauter, der Hinterleib streckt sich und wird gegen den Boden gepreßt, und die langen Flügelgräten werden nach rechts und links von der Dorsalfläche des Abdomens weggebogen. Nun steigt das vorher ruhig dasitzende Weibchen plötzlich ziemlich rasch von hinten her auf den Rücken des Männchens, und es erfolgt die Begattung in der gleichen Stellung wie bei den eigentlichen Grillen auch. Im übrigen weist sie eine Reihe von Besonderheiten auf, die sich besonders in größerer Aktivität des Weibchens, dann aber auch in der bei der Körpergröße des Tieres besonders gut zu beobachtenden Abgabe der Spermatophore äußert. Der Bau der Spermatophore selbst weicht endlich ganz von dem der eigentlichen Grillen ab.

Der Ort der beobachteten Begattung war einmal eine unterirdische Röhre vor dem Bau des Weibchens, das 2. Mal die Stelle unmittelbar vor der Mündung einer solchen. Nach allem, was auch an frustranen Begattungsversuchen beobachtet werden konnte, scheint die unterirdische Begattung die Regel darzustellen. Die Glasgefäße, in denen die Tiere gehalten wurden, standen auf einem Tisch in meinem Zimmer, das abends beleuchtet war. Diese künstliche Beleuchtung stört die Tiere nicht im mindesten in ihrem Treiben, und während des Coitus kann man das Paar sogar grell mit einer elektrischen Taschenlampe beleuchten. In den beiden beobachteten Fällen fand die Begattung dicht an der Glaswand des Behälters statt, in 2 anderen Fällen entzog sie sich der Beobachtung, da sie tief in der Erde stattgefunden hatte und ihr Vollzug nur an der dem Weibchen angehefteten Spermatophore erkannt werden konnte.

Ist das Weibchen auf der Dorsalfläche des Männchens soweit

nach vorn gerückt, daß die Hinterleibsspitzen übereinander liegen, so streckt das Männchen aus der seinen den weißlich-gelben, mit einem chitinigen, ankerförmigen Titillator und zwei seitlichen Dornen versehenen „Penis" hervor, der im Verhältnis zur Größe des Tieres sehr voluminös (ca. 4 mm lang, 3 mm breit) und fast rechtwinklig nach oben gebogen ist. Der Titillator wird, ganz wie bei *Gryllus*, in die Vulva des Weibchens eingehakt, und die Vereinigung der Geschlechter ist nun während 3 Minuten sehr innig. Das Einbringen des Titillators macht manchmal Schwierigkeiten, und an ihm scheitert dann die Begattung, so daß die Tiere sich unverrichteter Dinge wieder trennen (2mal beobachtet). Während der Copulation führt nicht nur das Männchen mit dem Hinterleibe und dem Titillator heftige, fast rhythmische Bewegungen aus, sondern auch das Weibchen ist sehr unruhig und stößt wiederholt seine Hinterfüße heftig an den Flanken des Männchens auf und nieder, so daß das Bild zustande kommt, als ob ein Reiter sein Pferd spornt. Die Grabfüße des Männchens sind während des Aktes fest auf den Boden gestemmt, seine Cerci und Fühler in lebhafter Bewegung. Das Weibchen ruht völlig auf dem Männchen, seine Extremitäten sind sämtlich vom Boden abgehoben, die Grabfüße fest auf Kopf und Thorax des Männchens gepreßt. Naht sich die Begattung ihrem Ende, so schwillt der Penis stärker und streckt sich. Aus seinem dorsalen Ende tritt die lebhaft weiße, für das große Tier ziemlich kleine, etwa hanfkorngroße ungestielte Spermatophore aus, und alsbald löst sich der Titillator aus der Vulva. Die Spermatophore wird nun völlig frei, das Männchen tritt sofort nach vorn unter dem Weibchen hinweg, und dieses sinkt schwer auf den Boden. Bei beiden beobachteten Paaren verlief der Coitus vollkommen gleich, so daß zweifellos normale Verhältnisse vorliegen.

Einen Drang des Weibchens, die Spermatophore zu fressen, konnte ich nicht feststellen, obwohl in einem Falle das Tier bis 20 Minuten post coitum beobachtet werden konnte. Dann zog es sich in seinen Gang zurück, und als es, $^1/_2$ Stunde post coitum, wieder erschien, war die Spermatophore verschwunden. Ich zweifle nicht daran, daß heftige Preßbewegungen, die von den Ventralpartien des 7. und 8. Hinterleibssegments in kurzen Pausen ausgeführt werden, zur Ausstoßung der Spermatophore führen.[1]) Von der eigen-

1) Anm. während der Korrektur: Diese Vermutung wurde später durch Beobachtung in 2 Fällen bestätigt, und zwar erfolgt die Ausstoßung der Spermatophore ca. 20 Minuten nach der Begattung.

tümlichen Stellung, die nach Baumgartner's Schilderung die Tiere während und nach der Begattung annahmen, konnte ich nichts bemerken. Wohl aber spielte in der ersten halben Stunde nach der Copulation das Männchen mit Fühlern und Palpen lebhaft am Kopfe des ihm gegenüberstehenden Weibchens herum, das in ähnlicher Weise dieses Spiel erwiderte.

Die Spermatophore von *Gryllotalpa vulgaris* ist äußerlich sehr einfach, innerlich aber sehr kompliziert konstruiert und weicht in jeder Beziehung von der der eigentlichen Grillen ab. Ich möchte aber gleich bemerken, daß ich von den paarigen schleimigen Massen, die Baumgartner an der Spermatophore beschreibt, nichts bemerken konnte. In zwei Fällen wurden Weibchen unmittelbar nach der Begattung mit der anhaftenden Spermatophore in Carnoy'sche Flüssigkeit gebracht. Beide Male fiel beim sehr rasch erfolgenden Absterben des Tieres die Spermatophore aus der Vulva heraus. Bei dem ersten Weibchen klaffte nach dem Herausfallen der Spermatophore die Vulva, und in ihr sah man einige weißliche Schleimflocken. Ich zog, was davon vorhanden war, mit der Pinzette heraus und konnte feststellen, daß es sich um ungeformten Schleim handelt, der entweder ein Secret der Vagina oder der männlichen akzessorischen Geschlechtsdrüsen ist und der zur Befestigung der Spermatophore in der Vagina dienen könnte. Im zweiten Falle war von diesem Schleim bedeutend weniger vorhanden.

Ein dünner, scharf abgesetzter Spermatophorenstiel, wie ihn die eigentlichen Grillen besitzen, fehlt hier vollständig, und schon in der natürlichen Lage der Spermatophore in der Vulva des Weibchens fällt es besonders auf, daß die quere Spalte dorsal von der Subgenitalplatte der ganzen Breite nach von der Spermatophore ausgefüllt wird. Von dieser ist von außen nur ein Teil, etwa die Hälfte, zu sehen, und dieser nach außen vorragende Abschnitt unterscheidet sich von dem in der Vulva befestigten durch andere Beschaffenheit seiner Wandung. Während nämlich der sichtbare Teil undurchsichtig weiß, etwa chagriniert, aussieht, ist der innen befindliche bläulich durchsichtig und läßt den das weiße Sperma enthaltenden Binnenraum erkennen Dieses Verhalten war besonders an der einen Spermatophore sehr deutlich ausgeprägt, an der anderen weniger.

Betrachtet man die frische Spermatophore unter dem binokularen Mikroskop, so sieht man kaum Einzelheiten, die erst nach Aufhellung in Xylol u. dgl. sichtbar werden. Nun zeigt sich, daß zwar das ganze Gebilde von einer einheitlichen, festen, glatten Außenhaut

überzogen ist, daß es aber in seinem Innern einen kompliziert gebauten Spermabehälter mit sehr hoch differenzierten Leitungswegen enthält (Fig. 4, Taf. 18 u. Fig. 4a u. b, Taf. 17). Die dorsale Kante der Spermatophore ist konvex, stark gewölbt. Die ventrale endet am caudalen, freien Ende mit einer stumpfen Ecke, oral trägt sie paarige seitliche Fortsätze zur Befestigung in der Vulva. An der Außenhülle ist die im Innern gelegene kuglige Ampulle, der eigentliche Spermabehälter, durch ein System von strahlenförmig angeordneten Fasern befestigt, die alle in einer Einsenkung der Ampullenkugel zusammenlaufen und die in die dorsale gewölbte Wand der Hülle ausstrahlen. An dem entgegengesetzten Pol der Kugel liegt die Mündung des Spermaganges, der die Spermatozoen aus der Ampulle in das Receptaculum seminis des Weibchens zu leiten hat. Er durchsetzt die doppelte Membran der Ampulle, biegt nach der caudalen Ecke der Außenhülle um, macht dort eine spitze Schlinge, dreht um und zieht mit einem dünnen aufsteigenden Schenkel an dem absteigenden vorbei längs der ventralen Kante zur oralen Ecke der Außenhülle. Der absteigende Schenkel weist eine Anschwellung auf, die sich am anschaulichsten als eine magenförmige Erweiterung bezeichnen läßt. Den genauen Verlauf der Schlinge und diese magenartige Erweiterung zeigt sehr deutlich Fig. 4a, Taf. 17. Der aufsteigende Schenkel zieht als feiner Kanal zur Mündung, die auf einer Papille der festen Außenhaut gelegen ist. Betrachtet man die Spermatophore von der Kante aus, die zwischen den beiden Ecken hinzieht und der innen der Ausführungskanal folgt, wie es auf Fig. 4b, Taf. 17 dargestellt ist, so erkennt man einmal deutlich, wie der aufsteigende Schenkel des Kanales an dem absteigenden vorüberzieht; dann aber sieht man auch den Befestigungsapparat, der rechts und links von der Mündungspapille des Kanales liegt und der aus zwei hellen, quer gestellten Lamellen besteht, die in der natürlichen Lage der Spermatophore in die Vulva eingesenkt sind.

Während wir bei den eigentlichen Grillen also den Leitungsweg, der das Sperma aus der Ampulle der Spermatophore in das Receptaculum des Weibchens führen soll, als eine direkte Verlängerung der Ampullen antreffen, die von dem Befestigungsapparat in der Vulva, der Lamelle, umgeben ist, haben wir bei *Gryllotalpa* eine total verschiedene Anordnung des Ganzen. Hier ist Ampulle plus Leitungsweg in die gemeinsame feste Außenhaut der Spermatophore eingeschlossen, und dieser Leitungsweg mit seiner

komplizierten Schlängelung weicht im einzelnen gänzlich von dem der Grillenspermatophore ab.

Ich darf nicht unterlassen, auf die Verschiedenheiten hinzuweisen, die sich zwischen Baumgartner's Beobachtungen an der nordamerikanischen Maulwurfsgrille und den meinen an *Gryllotalpa vulgaris* angestellten in so vielen Beziehungen ergeben. Erneute, ausgedehntere Beobachtungen an der amerikanischen Species scheinen mir höchst erwünscht, besonders wäre auch die zentralamerikanische Gattung *Scapteriscus* in den Kreis der Beobachtung zu ziehen.

Über die Begattung der Tridactyliden, die ja nach manchen Autoren als nicht mit Sicherheit zu den Gryllotalpiden gehörig, vielmehr vielleicht als grabend gewordene Acridier zu betrachten sind, liegen, soweit mir ersichtlich, keine Beobachtungen vor. Die Copulation der wohl zweifellos mit den Gryllotalpen verwandten, in Pflanzenstengeln lebenden *Cylindrodes*-Arten wird nur mit großen Schwierigkeiten zu beobachten sein; bisher ist sie unbekannt.

Somit stimmt die Begattungsstellung der legeröhrenlosen *Gryllotalpa* mit der der ein solches Organ tragenden Grillen überein. Der Bau der Spermatophore ist jedoch gänzlich von dem bei *Gryllus* und *Nemobius* beschriebenen verschieden. Ebenso scheint deren Herstellung von der bei den Grillen beschriebenen abzuweichen. Die Spermatophore scheint, soweit ich aus dem Beobachteten und aus dem Bau des Penis zu schließen vermag, erst während der Begattung selbst gebildet zu werden.

Die Begattung erfolgt viel seltener als bei *Gryllus:* das Männchen eines Paares, das bereits 4 Wochen in Gefangenschaft lebt, hat einem Weibchen an zwei Abenden hintereinander (9. und 10. Mai) Spermatophoren angeheftet, ein anderes übte die Begattung 2mal an einem Tage, morgens $^1/_2$10 und abends 10$^1/_4$ Uhr aus, und zwar an 2 Weibchen. Bei dem ersten Paare wurde nie wieder eine Begattung beobachtet, wohl aber frustrane Bemühungen dazu.

### c) Zusammenfassendes über die Copulation der Grylliden.

Versuchen wir, das, was wir über die Copulation der Grylliden bisher erfahren haben, kurz noch einmal zusammenzufassen, so haben wir zunächst einige, überall gleiche, fundamentale Vorgänge festzustellen. Überall überträgt das Männchen mit Hilfe seines Titillators eine bereits vorher vollkommen fertiggestellte Spermatophore in die Vulva des über ihm sitzenden Weibchens. Die Sperma-

tophore besteht aus einer das Sperma enthaltenden „Ampulle", aus der dieses durch ein fadenförmiges, dünnes Rohr in das Receptaculum des Weibchens geleitet wird. Die Ampulle ragt an einem dünnen Stiel nach der Begattung aus der Vulva hervor, in der Vagina ist sie befestigt durch die den Endfaden umgebende, mit verschieden entwickelten Fortsätzen ausgestattete „Lamelle" der Spermatophore.

Für *Gryllotalpa* trifft diese Schilderung nur in dem Punkte zu, daß auch hier das Männchen dem auf ihm sitzenden Weibchen eine Spermatophore überträgt. Der Bau dieser Spermatophore, die wahrscheinlich erst während der Copulation fertiggestellt wird, ist vollkommen abweichend.

Bei *Oecanthus*, *Liogryllus* und *Gryllus* nagt oder leckt das Weibchen vor der Copulation auf der Dorsalfläche des Männchens herum, bei *Oecanthus* nach Hancock durch ein Secret dazu angelockt. Bei *Nemobius sylvestris* findet ein derartiges Belecken des Männchens als Nachspiel der Begattung statt.

Wenn die in die Vulva eingebrachte Spermatophore ihren Inhalt in das Receptaculum seminis entleert hat, so fällt sie in den meisten Fällen aus der Geschlechtsöffnung des Weibchens heraus; doch ist bei dem Weibchen von *Liogryllus campestris*, der amerikanischen Feldgrille und, in geringerem Maße, auch bei *Gryllus domesticus* ein Instinkt entwickelt, sich der Spermatophore durch Auffressen zu entledigen, der sich aber nicht regelmäßig äußert.

Variabel ist, je nach der Species, die Copulationsdauer. Die Stellung des Männchens ist während der Begattung so, daß das Abdomen gestreckt und etwas aufwärts gebogen ist. Vorher wird, zum Unterschieben unter das aufsteigende Weibchen, der Hinterleib flach auf den Boden gepreßt. Der Gattung *Liogryllus* scheinen die während der Begattung ausgeführten Kopfbewegungen des Männchens eigentümlich zu sein, während bei *Gryllotalpa* sich beide Geschlechter intra copulam sehr unruhig verhalten. — Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die bisherigen Beobachtungen nur an wenigen Arten angestellt sind und daß bei weiteren Untersuchungen vielleicht noch viele interessante Einzelheiten zutage gefördert werden könnten. Doch ist bei allen Formen mit Legeröhre eine prinzipielle Übereinstimmung in den Hauptvorgängen zu erwarten.

Nicht ganz einig sind sich die Autoren in der Beantwortung der Frage, ob die hier geschilderten Vorgänge als echte Begattung aufzufassen seien. Wir wollen die Erörterung dieser nicht ganz leicht zu beantwortenden Frage an den Schluß dieser Ab-

handlung verschieben und dort im Verein mit der Bewertung der Begattung der Locustiden besprechen.

## 2. Copulation und Spermatophoren von Locustiden.

Historisches. Rösel v. Rosenhof (30) hat bei *Decticus verrucivorus* und vielleicht auch bei *Locusta viridissima* den Coitus selbst beobachtet und geschildert. Aber seltsamerweise beschränkt sich der sonst so vorzügliche Beobachter eigentlich nur auf eine Schilderung der Stellung der Geschlechter, des Besteigens des Männchens durch das Weibchen, während er den wesentlichsten Vorgang bei der Copulation, die Übertragung einer Spermatophore, nicht zu kennen scheint.

Große Verwirrung hat in der Literatur die Arbeit von v. Siebold (32) vom Jahre 1845 „Über die Spermatozoiden der Locustinen" angerichtet. Darin werden als „Spermatophoren" Gebilde bezeichnet, die als Zusammenfügungen zahlreicher Spermatozoen im Receptaculum seminis des Weibchens gefunden wurden. Diese Bildungen sind keine Spermatophoren, wie sie bei der Copulation übertragen werden und wie wir sie noch genugsam kennen lernen werden. Da sie aber von Siebold, allerdings mit Vorbehalt, für solche erklärt wurden, ist diese Deutung in der deutschen Literatur bis in die neueste Zeit weitergeschleppt worden. So finden wir in dem Abschnitt über Spermatophoren bei Korschelt u. Heider (21) noch die Siebold'schen „Spermatophoren" der Locustiden den eigentlichen Spermatophoren der Grylliden parallel gestellt, während schon längst die außerordentlich voluminösen Spermatophoren, die bei der Locustidencopulation produziert werden, beschrieben waren. Wohl als erster hat in Deutschland Fischer (18) eine Locustidenspermatophore und ihre Produktion beim Coitus (bei *Ephippigera vitium*) beschrieben.

In Spanien hat Bolivar (9) 1888 den Coitus von *Locusta viridissima* geschildert und abgebildet, und er beschreibt auch die Ausstoßung der Spermatophore, von der er, wie auch Fischer, annimmt, daß sie nach ihrer Entleerung aus der Vulva falle.

Eine außerordentlich anschauliche Schilderung der Copulation und der Spermatophore von *Decticus albifrons* gibt Fabre (16) (1896), und hier wird zum erstenmal der ganze Komplex der Vorgänge, die sich bei diesem sehr eigenartigen Begattungsakte abspielen, lückenlos geschildert. Insbesondere wird das wohl bei allen Locustiden regelmäßig ausgeübte Auffressen der Spermatophore, oder doch wenigstens eines Teiles von ihr, beschrieben. Außer von *Decticus* wurden

noch von *Phaneroptera* und *Ephippigera* Spermatophoren beschrieben, in einer Übersetzung des Fabre'schen Artikels im „Kosmos" wird auch über die Begattung von *Locusta viridissima* kurz berichtet (17).

Die Fabre'sche Arbeit bedeutet einen Wendepunkt in der Geschichte unseres Gegenstandes. Über Begattung und Spermatophore von *Locusta viridissima* bringt Tümpel (33) Angaben (in der zweiten Auflage seines Buches auch eine ganz kurze Bemerkung über die Copulation von *Leptophyes punctatissima*). Vosseler (30) berichtet über Spermatophoren von *Platystolus* und *Eugaster* (Ephippigeriden). Dann folgen die ausgezeichneten Studien von Bérenguier (3, 4) über die Copulation von *Isophya* und einigen anderen ungeflügelten Phaneropteriden sowie über die *Ephippigera terrestris* Yersin. Hier werden zum ersten Male vergleichende Beobachtungen über die Varianten des Copulationsmodus zweier sich verschieden verhaltender Gruppen angestellt, und es wird nach einer ursächlichen Erklärung dieser Verschiedenheiten gesucht. Im Jahre 1913 ist von Boldyrev (7) eine Schilderung von Coitus und Spermatophore von *Tachycines asynamorus* Adel., = *Diestrammena marmorata* de Haan, sowie eine kurze zusammenfassende vorläufige Mitteilung über Spermatophoren von Locustiden und Grylliden erschienen.[1]) Ich möchte hier noch einmal betonen, daß Boldyrev und ich unabhängig voneinander begonnen haben, das gleiche Thema, zum Teil sogar am gleichen Material, zu bearbeiten, und da wir beide unsere Untersuchung weiter ausdehnen wollen, ist zu erhoffen, daß bald ein vollständigerer Überblick über das uns beschäftigende Thema wird gegeben werden können, als ihn zu geben mir jetzt möglich ist.

Ich habe den vollständigen Begattungsvorgang (mit Vor- und Nachspiel) beobachten können bei Gliedern der Familien der Decticiden, Phaneropteriden und Stenopelmatiden. Trotz vieler Übereinstimmungen in den Hauptpunkten zeigt sich doch, daß unter den Locustiden viel größere Differenzen im Verhalten der einzelnen Gruppen bestehen als unter den Grylliden, so daß es sich empfehlen wird, die einzelnen Familien in ihrem Verhalten getrennt zu besprechen. Es soll dann auch bei jeder Familie noch genauer auf das in der Literatur vorliegende Beobachtungsmaterial eingegangen werden, über das oben nur ein summarischer historischer

1) Anm. während der Korrektur: Boldyrev's ausführliche Arbeit über diesen Gegenstand, die während des Druckes dieser Abhandlung erschienen ist, wird von mir in einer zweiten Mitteilung berücksichtigt werden.

Überblick gegeben worden ist. Ich beginne, weil sich so die Darstellung am leichtesten an den ersten Teil dieser Abhandlung anfügt, mit den gewissermaßen „grillenähnlichsten" aller beobachteten Locustiden, den Stenopelmatiden.

Fam. *Stenopelmatidae.*

Material: *Diestrammena marmorata* de Haan = *Tachycines asynamorus* Adel.

In neuerer Zeit ist häufig in europäischen Gärtnereien in Deutschland die japanische flügellose Höhlenheuschrecke *Diestrammena marmorata* aufgetreten und auch verschiedentlich beschrieben worden. Die Spermatophoren dieser Art beschreibt Wünn (36), deutet sie aber falsch, da er einen Teil von ihr für die ausgestülpte weibliche Genitalöffnung hält.

In Chicago wurde die gleiche Species von Baumgartner (2) bei der Copulation beobachtet, aber auch von diesem Autor sind die dabei auftretenden Erscheinungen nicht ganz richtig gedeutet.

Ich erfuhr durch die Güte des Herrn Dr. Ramme, Assistenten am Zoologischen Museum in Berlin, eine Adresse in Naumburg, von wo ich mir die exotische interessante Form im Oktober 1912 kommen ließ. Bis Weihnachten beobachtete ich drei Copulationen; Spermatophoren an den Weibchen nach verpaßter Copulation bekam ich durch falsche Versuchsanordnung mehr zu sehen, als mir lieb war. Im Januar 1913 kam ich durch Vermittlung des Herrn Kollegen Dampf mit Boldyrev in Korrespondenz und erhielt sofort nach deren Erscheinen seine Arbeiten über Locustidencopulation zugesandt.

Boldyrev hatte die von ihm (7) und Adelung (1) beschriebene, in Warmhäusern in Petersburg und Moskau aufgetretene Heuschrecke *Tachycines asynamorus* Adel. auf Copulation und Spermatophoren genau beobachtet und mir gegenüber den Verdacht geäußert, daß diese Art mit der oft beschriebenen *Diestrammena* westeuropäischer Warmhäuser identisch sein könnte. Bei einer Vergleichung des aus Naumburg stammenden mit dem russischen Material konnte Boldyrev diese Vermutung bestätigen, so daß sich herausstellte, daß wir beide unbewußt das gleiche Objekt bearbeitet hatten. Es ist fast selbstverständlich, daß unsere Beobachtungen sich in der Hauptsache decken, immerhin glaube ich einiges zu Boldyrev's Schilderungen hinzufügen zu können, während in anderen Punkten er zweifellos mehr gesehen hat als ich.

*Diestrammena marmorata* ist ein Höhlenorganismus, der im all-

gemeinen lichtscheu ist. Insbesondere spielt sich die Begattung fast nur bei Eintritt der Dunkelheit ab, so daß man künstliche Beleuchtung anwenden muß, um Genaueres zu sehen. Um die Copulation sicher nicht zu verpassen, halte ich bei allen in Gefangenschaft gehaltenen Locustiden die Geschlechter ständig isoliert bis auf die Zeiten, in denen ich sie während meiner Anwesenheit zusammensetze. Befolgt man diese Gewohnheit nicht streng, so hat man alle Aussicht, nicht zum Ziele zu kommen. Wenn einmal durch ein Versehen, gegen meine Absicht, Weibchen zu den Männchen geraten waren, fand ich sie später fast immer schon mit den Rudimenten einer Spermatophore in der Vulva vor. Allerdings muß man viel Zeit unnütz opfern, aber wenn man die Geduld nicht verliert und immer wieder die Geschlechter trennt und wieder zusammensetzt, so kommt man schließlich doch zum Ziele, wenn nicht besondere Dinge mitspielen, auf die noch einzugehen sein wird. Dabei ist natürlich eine möglichst große Individuenzahl beiderlei Geschlechts zu verwenden, obwohl manchmal an einem einzelnen Pärchen einer Art glückt, was man an einem großen Material einer anderen Art vergeblich anstrebt.

Im allgemeinen verfuhr ich früher bei *Diestrammena* so, daß ich bereits bei Tageslicht, etwa mittags, die Geschlechter zusammensetzte. Dann pflegte sich nichts zu ereignen bis zur Dämmerung, mit deren Tieferwerden die Männchen herumzulaufen und die Weibchen zu suchen beginnen. Einmal, nach 8tägiger Trennung der Geschlechter, fanden bei dieser Anordnung aber schon 2 Begattungen bei Tage statt, was ich nur noch an den Spermatophorenresten erkennen konnte, so daß ich jetzt die Geschlechter erst abends zusammensetze und bei den Tieren bleibe, bis es dunkel geworden ist. Dann werden sie für die Nacht wieder getrennt. Größeren Geschlechtstrieb, als wenn sie täglich mit den Weibchen zusammenkommen, zeigen die Männchen bei längeren Trennungszeiten.

Nach monatelangen sehr geringen Erfolgen bei *Diestrammena* — die Tiere gingen trotz reichlicher Aufnahme von Nahrung rasch ein — habe ich endlich im März dieses Jahres eine neue Sendung außerordentlich lebenskräftiger Geschlechtstiere aus Naumburg bekommen, bei denen man Abend für Abend die Copulation durch Zusammenlassen der vorher getrennten Geschlechter fast mit der Sicherheit eines Experiments herbeiführen kann.

Bei dem Aufsuchen der Geschlechter fällt bei der völligen Flügellosigkeit unserer Art jede Verständigung durch Zirpen weg. Die Männchen sind daher, da sie nicht die Weibchen anlocken

können, darauf angewiesen, diese aktiv aufzusuchen, wobei die sehr langen Fühler eine große Rolle spielen. Deshalb laufen die Männchen emsig umher, und wenn sie einem Weibchen begegnen, das ihre Begattungslust anregt (das ist durchaus nicht bei jedem Weibchen der Fall), so beginnt ein eigentümliches Schwingen des ganzen männlichen Körpers von vorn nach hinten in rhythmischen Stößen, von denen ich aber nicht, wie Boldyrev, meine, daß sie als Stöße auf das Weibchen hin aufzufassen sind. Wenigstens zunächst nicht. Ich habe beobachtet, daß ein Männchen durch ein Weibchen zu diesem Tanz angeregt wurde, das Weibchen war aber begattungsunlustig und entfernte sich. Nun tanzte das Männchen ruhig weiter auf dem Platze, an dem vorher das Weibchen gesessen hatte. — Wenn das Männchen sich von der Seite oder von hinten her einem Weibchen nähert und diese Bewegungen ausführt, so läuft das Weibchen meist weg, jedenfalls kommt es zu keiner Begattung, wenn nicht das Weibchen, wie es bei starkem Begattungstriebe der Fall ist, sich herumdreht und auf das Männchen zugeht. Oft sitzt das begattungswillige Weibchen ganz ruhig, mit etwas erhobenem Vorderleib, und läßt das Männchen ruhig an sich herankommen. Dieses schwingt, mit seinem Kopf dem des Weibchens gegenüber, heftig nach vor- und rückwärts und macht nun eine plötzliche Kehrtwendung. Das ganze Verhalten erinnert dabei außerordentlich an das Benehmen der Feldgrillenmännchen, kurz vor dem Aufsteigen des Weibchens. Die heftigen Stöße werden weiter ausgeführt, aber nun geht das Männchen dabei rückwärts und schiebt sich sehr geschickt mit seinem Hinterleib zwischen den Beinen des Weibchens hindurch nach hinten. Das Weibchen erhebt sich und geht etwas vorwärts und beleckt den Rücken des Männchens, das sich unter ihm in aller Ruhe arrangiert.

Um das, was nun folgt, zu verstehen, müssen wir einen Blick auf die Gestalt des Hinterleibes unseres Tieres werfen. Wie bei den Grylliden finden wir bei den Stenopelmatiden, im Gegensatz zu anderen Locustiden, undifferenzierte, weiche, mit Haaren besetzte, fadenförmige Cerci (Raife) am 10. (Anal-) Segment, die, ebensowenig wie bei den Grillen, als Greiforgane bei der Begattung in Betracht kommen können. Auch die dreieckige, etwa kahnförmige Subgenitalplatte ist ebenfalls, wie bei Grylliden, ohne Fortsätze (Styli) und auch ohne mediane Einkerbung. Somit weist, äußerlich betrachtet, die gesamte männliche Hinterleibsspitze keinerlei Haftorgane auf. Übt man auf den Hinterleib einen leichten Druck von

beiden Seiten aus, so tritt ein weißlicher, weicher, mit mannigfachen Anhängen versehener, in der Hauptsache aber zylindrischer Körper hervor, der auf seinem freien Ende die männliche Geschlechtsöffnung trägt und der als „Penis“ bezeichnet wird, obwohl er nicht die Funktion eines solchen (Eindringen in die Vagina) auszuüben hat.

Betrachten wir den ausgestülpten Organkomplex, wie ihn Fig. 2, Taf. 17 darstellt, etwas genauer, so sehen wir am meisten dorsal die Afteröffnung, die zwischen den Wurzeln der beiden Cerci gelegen ist. An die ventrale Begrenzung des Anus schließt sich die Dorsalfläche des Penis an, die konkav ist und einen hier nur sehr gering entwickelten „Titillator“ trägt, ein Organ, das dem gleichnamigen der Grillen völlig homolog ist. Es stellt eine in der Hauptsache gleichschenklig dreieckige chitinöse Platte dar, die mit der Spitze caudalwärts gerichtet ist und dort zwei seitliche, gebogene Fortsätze trägt. Die hellbräunliche Oberfläche dieser Platte ist mit oralwärts gerichteten kurzen, feinen Dornen besetzt. Die Geschlechtsöffnung selbst ist von faltiger, bräunlicher Haut umgeben, die dorsal eine Art leicht verhornter Klappe darstellt. Seitlich von ihr liegen zwei Paare von weichen, weißen, hakenförmig gekrümmten Fortsätzen, ein dorsales und ein ventrales, die beide einem gemeinsamen Basalstück aufsitzen. Das dorsale Paar ist zangenartig nach innen gekrümmt, während das ventrale Paar nur mit der Basis median gerichtet, mit den Spitzen dagegen nach außen gebogen ist. Beide sind mit feinen, nur mit Hilfe von stärkerer Vergrößerung wahrnehmbaren Härchen besetzt. Das ganze Penisgebilde wird zwischen After und Genitalplatte hervorgestülpt.

Wenn nun ein Männchen unter ein Weibchen gelangt ist, so stülpt es diesen Apparat aus und sitzt ganz still. Dabei betastet das Weibchen immer noch mit den Tastern und benagt und beleckt mit den Mundteilen den Rücken des männlichen Tieres, dessen Hinterleib ein ganzes Stück weit unterhalb des weiblichen liegt, so daß sich die beiden Hinterleibsspitzen nicht berühren. Somit haben die eben beschriebenen Anhänge des Penis, wenigstens bei dem ersten Akte des Begattungsvorganges, sicher nicht die Funktion von Haftorganen. Wir können annehmen, daß der Titillator, den wir bei den Grillen eine so bedeutende Rolle spielen sahen, hier ein fast rudimentäres Organ darstellt.

Ohne daß nun das Männchen irgendwie mit dem Hinterleibe preßte oder die beiden übereinander sitzenden Tiere sich bewegten, erfolgt jetzt der Austritt der außerordentlich voluminösen Sper-

matophore aus der Geschlechtsöffnung des Männchens. Es tritt in 2—3 Sekunden (Boldyrev) ein glänzendes unpaares, etwa kugliges, weißes Gebilde aus, dem zwei seitlich und ventral von ihm gelegene, gleichfalls weiße, zunächst ziemlich durchsichtige, bald aber erhärtende und dabei undurchsichtiger werdende Kugeln nachfolgen. Diese Kugeln quellen als Secretmassen aus der Genitalöffnung hervor, während das Mittelstück mehr in toto herausgeschoben wird. Jeder der drei Bestandteile hat etwa 2 mm im Durchmesser. Der unpaare Teil, der beim Austritt der Spermatophore vorangeht, ist deren eigentlicher Spermabehälter, die Ampulle („Flacon" Boldyrev's), mit dem in die Vulva einzubringenden Stiel. Nun kommt der zweite Teil des Begattungsvorganges, die Einbringung der Spermatophore in die Vulva. Sie ist das Werk weniger Augenblicke. Das bisher still sitzende Männchen macht plötzlich eine heftige Bewegung des Hinterleibes nach hinten und oben, wobei es rasch mit den Füßen ein Stück nach hinten kriecht. Darauf folgt eine ebenso rasche Bewegung des Abdomens von hinten und unten nach vorn und oben, ein heftiges Andrücken der Spermatophore gegen die Vulva des Weibchens, und unter normalen Umständen ist jene nun so zwischen Legeröhrenwurzel und Subgenitalplatte des Weibchens befestigt, daß der eingeführte Stiel mit dem Spermabehälter am meisten dorsal sitzt und die beiden paarigen Kugeln unter und etwas vor ihm gelegen sind. Ist diese Bewegung erfolgreich ausgeführt, so folgt eine Ruhepause, in der beide Geschlechter still sitzen und in der die lateralen Kugeln der Spermatophore deutlich größer werden und eine Umhüllung mit einer glasigdurchsichtigen Substanz empfangen. Es müssen also während dieses dritten Teiles der Begattung die Drüsen des Männchens, die diese Secretmassen liefern, noch arbeiten. Die Tatsache, daß die Spermatophore nicht in der Form den männlichen Körper verläßt, in der sie bei der Trennung der Geschlechter am Weibchen hängen bleibt, scheint Boldyrev entgangen zu sein. Zweifellos irrig ist es, wenn Baumgartner (2) angibt, die Ampulle werde zunächst vom Männchen allein ausgestoßen und dem Weibchen in der Vulva befestigt, erst dann erfolge die Ausscheidung der beiden kugligen Seitenkörper. „The female mounts on the back of the male, when he hooks an almost spherical ampulla full of sperm into her vagina. During the latter act a viscid fluid flows out on either side and forms two somewhat irregular roundish masses larger than the original ampulla, which now lies between the two."

Während der Ausbildung der Spermatophore verhalten sich beide Tiere vollkommen ruhig. Das Weibchen steht hoch auf den Hinterbeinen aufgerichtet, der männliche Hinterleib ist in einem Winkel von etwa 30—40° über die Horizontale gehoben. Ist dagegen die Ausbildung der seitlichen Spermatophorenkugeln vollendet, so zerrt das Männchen einigemale heftig, ruckweise, nach vorn. Da die Spermatophore einerseits bereits fest in der Vulva eingepflanzt ist, andrerseits durch den „Penis" des Männchens mit seinem oben beschriebenen Hakenapparat noch festgehalten wird, so wird durch diese Bewegungen der Hinterleib des Weibchens nach vorn und gleichzeitig nach unten gezogen. Dadurch kommt das Weibchen in eine gekrümmte Stellung, und zugleich wird sein Kopf, der vorher über dem Prothorax oder dem Kopf des Männchens — je nach dessen Größe — sich befand, auf den Metathorax an der Grenze des Abdomens gezogen (Fig. 6, Taf. 17).

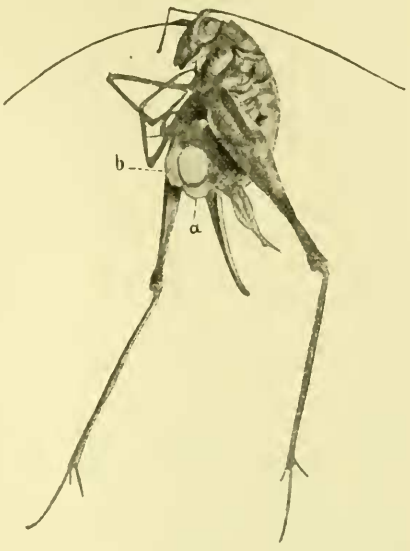


Fig. L.

Weibchen von *Diestrammena marmorata* (nach Boldyrev). *a* Ampulle. *b* Schleimkugel (Hülle).

Und nun beginnt, am Schluß des ganzen Aktes, das Weibchen in der Gegend des 1. Hinterleibsringes des Männchens auf dessen Rückenfläche wiederum eifrig zu lecken und zu nagen, und diese Tätigkeit wird erst eingestellt, wenn es dem Männchen gelungen ist, sich von seiner Spermatophore ganz zu befreien, die dann als dreiteiliges, leuchtend bläulichweißes Gebilde am Weibchen hängen bleibt (Fig. L), während das Männchen unter dem Weibchen fort ein Stück nach vorn geht. Manchmal, aber selten, ist es auch das Weibchen, das die Lösung der Copula herbeiführt.

Nicht immer gelingt unter den durch die Gefangenschaft oder vielmehr durch die Beobachtung durch den Menschen bedingten Umständen das Einbringen der Spermatophore. In 2 Fällen machte ich Licht, ehe das Männchen in richtiger Stellung unter dem Weibchen saß, und und im 1. Falle mißlang die Einbringung der

trotzdem ausgetretenen Spermatophore vollständig. Sie wurde, ehe sie von der äußersten, durchsichtigen Hülle der lateralen Kugeln überzogen war, ausgestoßen und von mir in Carnoy'schem Gemisch konserviert. Sie zeigte als Zeichen ihrer Unfertigkeit im konservierten Zustande einen viel gelblicheren Ton ihrer seitlichen Kugeln als andere ebenso behandelte Spermatophoren der gleichen Species. In dem 2. Falle gelang die Einbringung nur unvollständig. Die Spermatophore wurde indessen völlig fertiggestellt, aber bei der Lösung der Geschlechter nach der Copulation blieb sie am Männchen haften, das sie dann verlor. Auch diese Spermatophore wurde konserviert. Es ist mir nicht gelungen, wie das bei anderen Locustiden mit Leichtigkeit geht, Weibchen mit anhaftenden Spermatophoren zu konservieren: bei den Bewegungen des Tieres in Formol oder Carnoy'scher Flüssigkeit fiel die Spermatophore aus der Vulva heraus.

Ganz besonders hinweisen möchte ich darauf, daß auch bei dieser Species ein Vorgang sich wiederfindet, den wir bei den Grillen in verschiedener, aber immer vorhandener Beziehung zur Begattung kennen gelernt haben: das Belecken der männlichen Rückenfläche durch das Weibchen und zwar hier vor und am Ende der Begattung. Ich habe bei *Diestrammena* häufig die Beobachtung gemacht, daß Männchen, die auf der Suche nach Weibchen waren, auf der Rückenfläche, an der Hinterkante des 1. Abdominalsegments, eine kleine, zirkumskripte, lebhaft glänzende Stelle hatten, so als ob sie mit einer zähen Flüssigkeit betropft wären. Bei der herrschenden Dämmerung war das Glänzen dieser Stellen besonders auffallend. Bei fortgeschrittenerer Dunkelheit, wenn ich die Körperumrisse der Tiere nicht mehr erkennen konnte, habe ich oft aus der Anwesenheit dieser Flecke darauf geschlossen, daß ihr Träger ein Männchen sei, und wenn ich Licht machte, erwies sich die Vermutung jedesmal als richtig. Somit produziert offenbar das Männchen, ähnlich wie bei *Oecanthus fasciatus* unter den Grillen, auf einer bestimmten Stelle seiner Rückenhaut ein Secret, das vom Weibchen, in diesem Falle erst am Anfang und dann auch einmal gegen das Ende der Begattung, noch während dieser selbst, abgeleckt wird. Sehr gut ist diese Stelle auch sichtbar während der letzten Häutung männlicher Tiere, bei der der Hinterleib besonders gedehnt wird.

Die Dauer des gesamten Begattungsvorganges, von dem Unterkriechen des Männchens unter das Weibchen bis zur Trennung der beiden Tiere, betrug durchschnittlich nicht ganz 3 bis über 4 Minuten.

Boldyrev gibt die Zeit von der Einbringung der Spermatophore bis zur Trennung auf $1^1/_2$ Minuten an, nach der Mehrzahl meiner Fälle etwas zu kurz.

Nach sehr kurzer Zeit (nach Boldyrev 1 Sekunde bis 2 Minuten, durchschnittlich wohl etwa nach 15—30 Sekunden) beginnt das Weibchen sich etwas aufzurichten, den Kopf einzukrümmen und eine der beiden seitlichen Kugeln der Spermatophore mit den Freßwerkzeugen zu ergreifen. Die zähe Substanz, die besonders die

Fig. K.

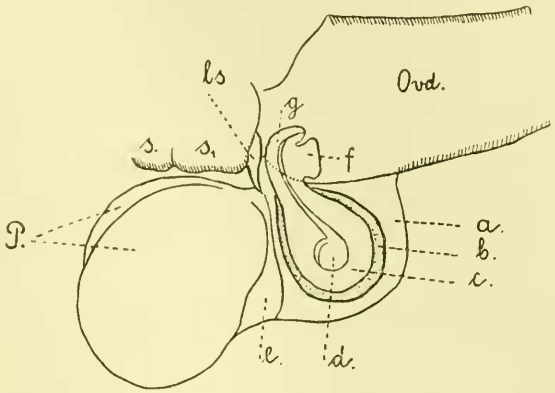


Fig. L.

Fig. K. Weibchen von *Diestrammena marmorata*, die Spermatophore fressend (nach Boldyrev).

Fig. L. Schema des Baues der Spermatophore von *Diestrammena marmorata*. *d* Binnenraum der Ampulle. *c*, *b*, *a* deren Häute. *f*, *g* ihre Verankerungsvorrichtungen. *P* Schleimkugeln der Hülle. *e* ihre Verbindung mit der Ampulle. *Ovd* Legeröhre. *ls* Subgenitalplatte. *s*, *s* Abdominalsegmente (nach Boldyrev).

äußerste Partie dieser Kugeln bildet, zieht sich zu einem klaren glasigen, klebrigen Faden oder Bande aus, der sich über die Ventralfläche des Tieres hinzieht (s. die Boldyrev entnommene Fig. K). Allmählich werden erst die beiden seitlichen Teile völlig aufgefressen dann das bis zuletzt aufgesparte Mittelstück, das nach Verlauf von durchschnittlich $1—1^1/_2$ Stunden (Boldyrev) auch vertilgt ist, und zwar benötigt die Beseitigung dieses Stückes nach demselben Autor 6—15 Minuten.

Am ersten Abend, an dem ich meine mittags zusammengelassenen Gefangenen inspizierte, fand ich vier Weibchen gleichzeitig mit dem

Fressen ihrer Spermatophoren beschäftigt. Es dürfte wohl kaum eine Locustidenspecies geben, bei der der Instinkt der Weibchen, die in die Vulva eingefügte Spermatophore zu fressen, nicht ausgebildet wäre, wenn auch nicht immer, wie es aber meist geschieht, das ganze große Gebilde verzehrt wird. Es ist auffallend, daß erst Fabre auf diesen so merkwürdigen und interessanten Vorgang aufmerksam geworden ist. Um seine Bedeutung und seinen Verlauf zu verstehen, müssen wir uns den Bau der Spermatophore genauer ansehen, wobei gleich bemerkt werden soll, daß die von *Diestrammena* in manchen Beziehungen einen Sondertypus unter den Locustiden darstellt. Immerhin ist sie eine ganz ausgeprägte Locustidenspermatophore, die uns die Unterschiede denen der Grillen gegenüber deutlich zeigt. Gerade die Spermatophore unserer Species ist durch Boldyrev eingehend studiert, beschrieben und abgebildet worden, und die beigefügte, schematische Figur (Fig. L) ist diesem Autor entnommen. Fig. 3, Taf. 17 zeigt eine in Carnoy konservierte, in Xylol aufgehellte Spermatophore. Zunächst sei erwähnt, daß das Verhältnis des mittleren, unpaaren Teiles der Spermatophore zu den beiden seitlichen Kugeln nicht immer das Gleiche ist. Diese beiden Kugeln stellen, wie bei allen Locustidenspermatophoren, den größten Volumenanteil dar, sind massiv, enthalten kein Sperma und kommunizieren auch nicht, wie Fabre seiner Zeit bei *Decticus* annehmen zu müssen glaubte, mit dem den Samen enthaltenden Teile, der in diesem Falle unpaaren medialen und mit einem Stiele in die Vulva eingepflanzten Partie der Spermatophore. Boldyrev schreibt: „Der vordere paarige Teil der Spermatophore (Fig. L) enthält keinen Samen und besteht aus dickem durchsichtigem Schleim, an den Seiten und von unten ist jede Kugel mit mattweißem, nicht klebrigen, lockeren Häutchen bedeckt, deren Zweck — vom Ankleben und vorzeitigem Abreißen der zentralen, klebrigen, schleimigen Masse dieses Teiles zu schützen.“ Ich habe bei sehr genauem Zusehen den Eindruck gewinnen müssen, daß die mehr dorsal gelegenen durchsichtigen Partien der Kugeln erst zuletzt, nach der Befestigung der Spermatophore in der Vulva, ausgeschieden werden, als eine von außen den festeren weißlichen Kern umfließende Hülle. Das geht besonders aus dem erwähnten Fall hervor, in dem ein Männchen eine nicht fertiggestellte Spermatophore fallen ließ. Hier fehlte die durchsichtige dorsale Hülle beiderseits vollkommen. Über die Bedeutung beider Komponenten der Seitenkugeln möchte ich keine bestimmte Vermutung äußern. In Carnoy'scher Flüssig-

keit konserviert wird die glasige Hülle der Kugeln undurchsichtig weiß, in Formol (4%) quillt sie außerordentlich stark, während die weißen, undurchsichtigen Ventralhälften ziemlich unverändert bleiben.

Der wichtigste Teil der Spermatophore ist der unpaare mittlere. Die Tatsache, daß er unpaar ist, ist unter den Locustiden für *Diestrammena*, soweit bis jetzt bekannt, charakteristisch und möglicherweise von weiter reichender theoretischer Bedeutung. Boldyrev unterscheidet an ihm drei Teile: „Der unpaarige, durchsichtige Teil der Spermatophore besteht aus: 1. einem dem Legestachel unter der Geschlechtsöffnung hinter der Lamina subgenitalis (*ls*) fest angefügten dicken, knorpligen ‚Häutchen' (*a*), 2. aus einem noch mehr konsistenten, dickhäutigen (*c*) durchsichtigen ‚Flacon' mit retortenförmigem Raum (*d*), den Samen enthaltend, dabei ist der ‚Hals' des ‚Flacon' (*g*) mit dem Anhängsel ‚Anker' (*f*) fest in die Geschlechtsöffnung geschoben (am Ende des ‚Halses' befindet sich die Ausführungsöffnung des „retortenförmigen Raumes"), 3) aus einer Schicht durchsichtiger Flüssigkeit (*b*), die sich zwischen dem ‚Flacon' und dem ‚Häutchen' befindet."

Es sind nun einige Worte über die Bedeutung der einzelnen Teile einer so gebauten Spermatophore zu sagen. Es ist ohne weiteres klar, und Boldyrev betont dies auch, daß nur der eigentlich spermahaltige Teil, den er als „Flacon" bezeichnet [Vosseler (35) gebraucht dafür den im Deutschen jedenfalls besseren Ausdruck „Samenbehälter"], mit dem oben als „Ampulle" bezeichneten Teil der Grillenspermatophore verglichen werden kann. Während der Zeit, in der die beiden Lateralpartien vom Weibchen gefressen werden, verhält sich der unpaare Teil genau wie die Grillenspermatophore, und selbst in der Anwesenheit von lamellenartigen Befestigungsvorrichtungen am Stiel des Samenbehälters finden sich Analoga zu dem Verhalten bei Grylliden. Das eigentliche Charakteristikum der Locustidenspermatophore ist nun die „Hüllsubstanz", große Secretmassen, die meist, nicht immer, sehr charakteristische äußere Formen aufweisen und die nicht mit dem oder den Samenbehältern kommunizieren.

Boldyrev schreibt diesen Lateralpartien Schutzfunktion für den Spermabehälter während des Aktes ihres Verzehrtwerdens zu. Er hat an *Diestrammena* eine Erfahrung gemacht, die auch mir, bei einer Phaneropteride, *Leptophyes punctatissima*, begegnet ist: Bei Spermatophoren von sehr weicher schleimiger Beschaffenheit, wie es bei diesen beiden Arten der Fall ist, kann die äußere „Freßsubstanz"

irgendwo hängen bleiben und in toto abreißen, so daß nur der Samenbehälter übrig bleibt. In solchen Fällen frißt das Weibchen diesen sofort auf. Das ist aber meines Erachtens ein als pathologisch zu betrachtender Fall, der wohl nur bei gefangenen Tieren vorkommen dürfte. Gewiß „schützt" die Lateralmasse den Samenbehälter vor dem Gefressenwerden, bis das Sperma, wie Boldyrev zweifellos richtig vermutet, durch eine Art von Diffusionsvorgang, nicht durch Einsaugen [1]), in das Receptaculum gelangt ist. Aber dieser Schutz ist nur nötig, weil unter normalen Verhältnissen dem Freßbedürfnis, dem schon bei Grillen angedeuteten Instinkt der weiblichen Tiere, durch die Ausscheidung der Secretmassen der Männchen entgegengekommen wird. Bei *Liogryllus* sehen wir aber, daß ein „Freßinstinkt" sehr wohl ohne „Schutzsubstanz" bestehen kann, ohne Gefahr für das Sperma. Es ist eine immer wieder seltsam berührende Tatsache, die Fabre seinerzeit schon in höchstes Erstaunen versetzt hat, daß die ganze, so eigenartig und gewissermaßen kunstvoll gebaute Spermatophore nur dazu da ist, um gefressen zu werden. Wir werden auf die Schwierigkeiten einer kausalen Erklärung dieser Beziehungen zwischen Freßinstinkt und Spermatophorenbau bei der Besprechung sich abweichend verhaltender Gruppen noch genauer eingehen müssen. Hier sei nur noch ein zweiter Punkt erwähnt, den Boldyrev anführt. Er sagt: „Das sofortige und immer notwendige Verzehren der Spermatophore vom Weibchen wird durch die Notwendigkeit hervorgerufen, das Hindernis, welches die in den meisten Fällen nach mehreren Stunden eintretende Eiablage stört, zu beseitigen." Dagegen läßt sich sagen, daß dieses Hindernis, wie bei den meisten Grillen, durch Herausfallen genau so gut beseitigt werden könnte und daß also die Beseitigung der die Eiablage hindernden Spermatophore nicht den Freßinstinkt unbedingt voraussetzen muß. Erwähnen möchte ich auch noch, daß bei meinen *Diestrammena*-Weibchen erst nach einer Anzahl von Copulationen die Eiablage erfolgte, so daß die Spermatophore praktisch durchaus kein Hindernis der Eiablage zu sein braucht. Eigentümlich ist es, daß der bei der Feldgrille gewissermaßen nur angedeutete Freßinstinkt bei so primitiven Locustiden wie *Diestrammena* zum ununterdrückbaren Triebe geworden ist, der er bei allen Laubheuschrecken, allerdings mit Modifikationen, bleibt.

1) Vgl. das über den Austritt des Samens aus der Grillenspermatophore Gesagte (S. 431).

Gerade von den Beobachtungen dieser äußerlich in mancher Beziehung grillenähnlichen Form hatte ich mir am ersten versprochen, biologische Übergangsmomente zwischen Grylliden und Locustiden zu finden. Prüfen wir hier, wieweit diese Hoffnung gerechtfertigt war.

I. Übereinstimmungspunkte mit Grylliden ergeben sich in folgendem. Grillenähnlich ist in morphologischer Beziehung die Bildung der Cerci und der Subgenitalplatte des Männchens, nicht aber die des „Penis" und des Titillators. In biologischer Beziehung erinnert an Grillen: 1. das Tanzen der Männchen vor den Weibchen, das dem Begattungsvorspiel von *Liogryllus campestris* sehr nahe kommt; 2. die Stellung des Männchens während der Begattung mit gestrecktem, dorsal etwas konkavem Körper; 3. die rasche Ausscheidung des Zentralteiles (und dann des Kernes der Lateralteile) der Spermatophore ohne Befestigung des Männchens am Weibchen; 4. die Einbringung der bereits sichtbaren Spermatophore in die Vulva des Weibchens. Alle diese Punkte unterscheiden *Diestrammena* von allen anderen bisher beobachteten Locustiden, nur der letzte Punkt findet sich nach Bérenguier auch bei *Isophya*.

II. Unterschiede gegenüber den Grillen sind: 1. die Beschaffenheit der Spermatophore, die, trotz einiger unserer Art eigentümlichen Besonderheiten, eine typische Locustidenspermatophore mit Samenbehälter und „Freßsubstanz" darstellt; 2. die starke Ausprägung des Freßinstinktes beim Weibchen.

III. Mit anderen Locustiden gemeinsam sind *Diestrammena* die beiden letztgenannten Punkte. Eine Besonderheit unserer Art ist dagegen der unpaare Samenbehälter der Spermatophore, der sich bei anderen Locustiden nicht findet.

Boldyrev gibt wiederholte Begattung für beide Geschlechter an; ich kann diese Angabe nur bestätigen, ohne das Maximum der Begattungszahl eines Individuums für die Geschlechter angeben zu können. Die Frage, ob ein- oder mehrmalige Begattung bei Locustiden die Regel ist, wird uns noch beschäftigen müssen.

Alle nun zu besprechenden weiteren Gruppen der Locustiden unterscheiden sich von der eben beschriebenen Art dadurch, daß bei ihnen paarige Samenbehälter in der Spermatophore vorkommen, die wohl Fabre zuerst an *Decticus* festgestellt hat. Neben diesem Moment ist es in rein morphologischer Beziehung noch

die Beschaffenheit der männlichen Hinterleibsspitze, die bei allen Locustiden den Stenopelmatiden gegenüber Unterschiede aufweist, und zwar liegen diese Unterschiede hauptsächlich in der Differenzierung der Cerci zu einem Haftorgan bei der Begattung und in der Ausgestaltung der meist mit besonderen Styli versehenen männlichen Subgenitalplatte zu einem gleichfalls bei der Vereinigung der Geschlechter beteiligten Hilfsorgane. Dadurch wird die Aufgabe der Befestigung des Männchens mit seiner Hinterleibsspitze von unten her an der Legeröhrenbasis des Weibchens auf immer an der Körperoberfläche befindliche chitinöse Hartgebilde übertragen. Der zwischen Subgenitalplatte und Analsegment verborgene weichhäutige „Penis" behält die Funktion der Einbringung des Spermatophorenstieles in die Vulva, jedoch geht dieser Prozeß in anderer Weise vor sich als bei *Diestrammena*. Ein Titillator ist vorhanden, bei *Gampsocleis* hat Brunner (10) sogar deren zwei hintereinander gelegene beschrieben; ihre Funktion bei der Begattung läßt sich nicht ganz genau feststellen, da sich die Tätigkeit dieser Teile im Innern des weiblichen Körpers abspielt, doch handelt es sich sicher, wie bei den Grillen, um ein Einhaken dieser Organe hinter der Subgenitalplatte des Weibchens. — Somit finden wir bei den uns nun beschäftigenden Locustiden wesentlich andere morphologische Vorbedingungen für den Vollzug der Begattung als bei *Diestrammena*, wenigstens beim Männchen, während die Genitalpartie der Weibchen, wie übrigens auch bei den Grillen, übereinstimmend gebaut ist.

Es soll nun das Verhalten der einzelnen bis jetzt daraufhin beobachteten Formen bei der Copulation besprochen werden.

### Fam. *Phaneropteridae*.

Wenn ich mit dieser Gruppe beginne, so geschieht dies deshalb, weil zu ihnen eine von mir genauer beobachtete Species gehört, die im Bau ihrer Spermatophore in mancher Beziehung das primitivste Verhalten aufweist, das mir bis jetzt unter allen Locustiden vorgekommen ist und das, soweit mir bekannt, eine Eigenart dieser Gattung bilden dürfte. Andere Gewohnheiten teilt *Leptophyes* mit anderen ungeflügelten Phaneropteriden, die sich in der Biologie ihrer Begattung alle wesentlich unterscheiden von der geflügelten Gattung *Phaneroptera*. Beide Formenkreise sollen daher getrennt besprochen werden.

Ungeflügelte Formen.

1. *Leptophyes punctatissima* Bosc. Beobachtet: 14 Begattungen. *Leptophyes punctatissima* ist neben *Diestrammena marmorata* eine in der Gefangenschaft sich besonders leicht begattende Locustidenform. Bei dieser Species kann man, nach meinen Erfahrungen, sowohl bei Weibchen wie bei Männchen, etwa 3 Begattungen auf das Individuum als Durchschnitt rechnen. Ich fand die Tiere, und zwar die Männchen häufiger als die Weibchen, auf Brombeerhecken eines nach Süden und Osten offenen Berghanges bei Gamburg an der Tauber im nördlichen Baden, was ungefähr der nördlichen Grenze des regelmäßigen Vorkommens der Art entsprechen dürfte. Bei Tage sitzen die Tiere, wie die ungeflügelten Phaneropteriden auch sonst, platt mit ausgestreckten Beinen auf den Brombeerblättern und sonnen sich. Sie lassen sich leicht fangen und in der Gefangenschaft ebenso leicht mit Salat, Brombeeren und deren Blättern ernähren. Das Männchen ist mit seinen schuppenförmig verkürzten Elytren nur imstande, einen ganz schwachen klappenden Ton hervorzubringen, der nur auf etwa 25 cm hörbar ist. Die Weibchen sitzen bei Tage meist still, die Männchen, die, sonst isoliert gehalten, nur zeitweise zu ihnen gebracht werden, sind zu jeder Tageszeit begattungslustig, im Freien wahrscheinlich gegen Abend, zu welcher Zeit sie am regsten sind. Hat nun ein zirpendes Männchen ein Weibchen gefunden, das seine Begattungslust anregt, so setzt es sich, in kurzen Intervallen je einen Zirpton hören lassend, vor dieses hin und krümmt den Rücken stark konvex, macht also eine Art „Katzenbuckel". Dabei werden die Flügeldecken zunächst gehoben. Ist das Weibchen zur Begattung geneigt, so geht es vor, hebt sich etwas auf den Füßen und beginnt den Hinterleib des Männchens zu benagen und zu belecken, hier also vor der Begattung. Ein derartiges Verhalten des Weibchens braucht nicht unbedingt zur Begattung zu führen, obwohl dies meistens der Fall ist. Manchmal besinnt sich das Weibchen eines anderen und geht weiter. Das Männchen aber versucht, sowie das Weibchen über ihm vorrückt und seinen Rücken benagt, seinen Hinterleib nach hinten unter den des Weibchens zu schieben, und wenn dieses ruhig sitzen bleibt, drängt das Männchen, immer mit gekrümmtem Rücken, seine Cerci unter die Subgenitalplatte des Weibchens, das ruhig sitzen bleibt. Eine kurze Schilderung Tümpel's (29) in der Auflage seines Werkes von 1908 schildert die Vorgänge vor und nach der Copulation unserer Art nicht gerade glücklich: „Vor der Begattung

laufen beide Geschlechter auf den Vorderbeinen, wobei durch Geradestellen der Hinterbeine der Hinterleib hoch gerichtet wird. Bei der Begattung selbst sitzt das Weibchen auf dem Männchen, krümmt seine Hinterleibsspitze nach unten, welche von dem Männchen mit den Raifen festgehalten wird." Ich habe ein solches aktives Herabbiegen des Weibchens nie beobachtet.

Es wird zweckmäßig sein, hier eine kurze Betrachtung der männlichen Begattungswerkzeuge einzuschalten. Das Analsegment trägt 2 Cerci (Fig. M), die hier, wie das ja für alle Locustiden mit Ausnahme der Stenopelmatiden und der tropischen Gryllacriden charakteristisch ist, hakenförmige, harte, chitinöse Haftorgane bilden, die beide zusammen eine Art von Zange darstellen. In unserem Falle handelt es sich um an der Basis fast gerade und dicke, an

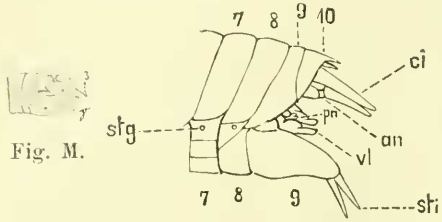


Fig. M.

Fig. N.

Fig. M. Hinterleibsende des Männchens von *Leptophyes punctatissima*. *β* Cerci. *γ* Lamina subgenitalis (nach Fischer).

Fig. N. Hinterleibsende des Männchens von *Locusta viridissima*. Die Zahlen bezeichnen die Abdominalsegmente. *stg* Stigma. *an* Anus. *cl* Cerci. *sti* Styli. *pn* Penis mit Titillator (*vl*) (nach Tümpel).

der Spitze stark nach innen gekrümmte, mit makroskopisch nicht wahrnehmbaren, feinen Härchen besetzte Haken. Ventral von den Basen der Cerci liegt die Afteröffnung und abermals ventral von dieser, in der Ruhe völlig nach innen eingezogen, die männliche Geschlechtsöffnung, deren häutige Umrandung im Zustande der Tätigkeit als „Penis" vorgestülpt werden kann, den Namen hier auch etwas eher verdient als bei Grylliden und bei *Diestrammena*. Von unten (der Ventralseite) her wird die Geschlechtsöffnung umschlossen von der Subgenitalplatte, die hier eine dorsal nur wenig konkave, verhältnismäßig sehr große, vorn breite, nach hinten zu verschmälerte Platte darstellt, die mit zwei stumpfen Fortsätzen endet, die aber, wie bei allen europäischen Phaneropteriden, keine Styli tragen (s. die Tümpel entnommene Fig. N).

Wenn nun das Männchen seinen gekrümmten Hinterleib unter den des Weibchens geschoben hat, so tastet es sich mit seinem Cerci an der Ventralfläche des weiblichen Hinterleibes entlang, bis diese in zwei Vertiefungen rechts und links von der Legeröhrenwurzel, an der Ventralfläche der weiblichen Subgenitalplatte, mit

einem plötzlichen kleinen Ruck einen Halt finden. Es kommt nicht ganz selten vor, daß selbst nach dieser Befestigung des Männchens, die schon ziemlich innig ist, das Weibchen sich noch losmacht und weiter geht. Das Normale aber ist, daß es nun zur Ausübung der Begattung kommt, die immer in drei wohl unterscheidbaren Abschnitten verläuft.

Auch nach seiner Anklammerung an das Weibchen ist das Männchen stark gekrümmt, so daß seine ganze Dorsalfläche stark konvex ist. Je nach der Unterlage, ob an einem Zweige, am Drahtgitter des Käfigs oder auf der Fläche eines Blattes, schwankt der Grad dieser Krümmung indes nicht unwesentlich. Das Weibchen fährt, seit es auf das Männchen gestiegen ist, fort, mit seinen Mundteilen erst dessen Rücken, dann die Flügeldecken zu bearbeiten. Dieses Benagen dauert während der ganzen ersten Phase der Begattung an, wird dann aber abgebrochen. Dieser erste Abschnitt besteht darin, daß das Männchen seinen gelblichen, von schleimhautähnlicher Haut überzogenen „Penis" hervorstreckt, ein Gebilde, das von einem Paar seitlicher Wärzchen besetzt ist und ein ziemlich beträchtliches Volumen besitzt, dem Penis von *Diestrammena* aber an Differenzierungshöhe nicht gleichkommt. Der Penis legt sich nun eng an die Vulva des Weibchens an, und es ist kaum zweifelhaft, daß sein die Geschlechtsöffnung tragender Endteil in die Vulva hineinragt. Ein Titillator ist bei den Phaneropteriden nicht entwickelt. Der Zustand, in dem der Penis ausgestülpt bleibt, dauert durchschnittlich etwa eine Minute. Dann wird, ganz plötzlich, der Penis eingezogen, und die Subgenitalplatte des Männchens legt sich mit ihrem Ausschnitt so dicht an die ventrale Kante der Legeröhrenbasis an, daß es unmöglich ist, zwischen beiden hindurchzusehen. Was sich während dieser zweiten Phase der Copulation ereignet, darüber können nur Vermutungen ausgesprochen werden. Sie stellt jedenfalls die Zeit der innigsten Vereinigung der beiden Geschlechter dar, und ich nehme an, daß der Penis in die Vulva eingedrungen ist und dort den Spermatophorenstiel und die beiden Samenbehälter austreten läßt. Wenn nämlich diese Phase, nach etwa 2 Minuten, vorüber ist, so hebt sich die Subgenitalplatte des Männchens von der Legeröhre des Weibchens wieder ab, und, während der Penis eingezogen bleibt, tritt nun die „Hüllsubstanz" der Spermatophore als zähe, halbdurchsichtige, bläulich-weiße Masse in den nun freiwerdenden Raum hervor. Während der ganzen dritten Phase der Copulation übt das Männchen nun sehr energische, rhyth-

mische pumpende Bewegungen mit dem Hinterleibe aus, und bei jeder solchen Preßbewegung krümmt sich der Körper des Tieres ventral ein. Die Spermatophore wird nun größer bei jeder derartigen Bewegung und ragt schließlich seitlich rechts und links über die Subgenitalplatte des Männchens hervor. Dieser Vorgang des völligen Austritts der Spermatophore dauert 2 bis ca. 5 Minuten, wie überhaupt die Dauer des Begattungsvorganges bei unserer Species nicht immer gleich ist. Die Durchschnittsdauer beträgt $6^1/_2$ Minuten, doch konnten auch normale Begattungen von nur 3—4 Minuten Dauer beobachtet werden, andererseits solche von 8—9 Minuten (s. Fig. 7, Taf. 17).

Bei der Lösung der beiden Partner nach der Begattung ist bald das Männchen, bald, und das ist häufiger der Fall, das Weibchen mehr aktiv beteiligt. Ist sie erfolgt, so hängt die Spermatophore als trüber, zäher, halbkugliger Tropfen an der Vulva des Weibchens. Man kann nicht sagen, daß die Spermatophore mit einem äußerlich sichtbaren Stiel in der Vulva befestigt sei. Vielmehr legt sich die zähe Substanz von der Caudalfläche der nunmehr etwas abgehobenen Subgenitalplatte ab um die ganze Umgebung der Vulva, beiderseits die Basis der Legeröhre umgreifend. Taf. 18 Fig. 5 zeigt ein Photogramm eines unmittelbar nach der Copulation in Formol konservierten Weibchens, das die Spermatophore trägt. Sie zeigt keinerlei äußere Gliederung in Lappen oder dergleichen, während alle anderen mir bekannten Locustidenspermatophoren eine paarige Ausbildung der „Freßsubstanz" aufweisen. Diese ist hier nur als ein zäher, klebriger, leicht an irgendwelchen Gegenständen (Blättern, Sand) hängen bleibender Flüssigkeitstropfen ausgebildet, der bestrebt ist, Kugelgestalt anzunehmen. Der Durchmesser dieses Teiles der Spermatophore schwankt zwischen 3 und 5 mm. Die Tiere begatten sich mehrfach, und an einem Tage produzierten 2 Männchen, die sich auch tags vorher begattet hatten, auffallend kleine Spermatophoren, deren Auspressen aber die Maximalzeit von ca. 5 Minuten in Anspruch nahm. Wenn die Spermatophore nach der Trennung beider Tiere soeben frei geworden ist, sieht man manchmal auf ihr, besonders wenn sie sehr groß ist, während einiger Minuten noch eine mediane Furche, die durch die männliche Subgenitalplatte eingedrückt worden ist, aber bald wieder verstreicht. In Alkohol konserviert, schrumpft die Spermatophorensubstanz außerordentlich stark, wohl auf $^1/_{10}$ ihres früheren Volumens, zusammen, und nun erscheint das Ganze einigermaßen paarig, weil

sich die geschrumpfte, schleimige Substanz eng an die beiden paarigen Samenbehälter als dünne Hülle anlegt.

Die Samenampullen von *Leptophyes punctatissima* sind sehr klein und in gefülltem Zustande durch die sie umgebende zähe Gallertsubstanz als weißliche Punkte zu erkennen. Auch sie weisen in ihrer Art eine außerordentlich einfache Struktur auf. Ein gemeinsamer Stiel, der die Ausführungsgänge beider Behälter umschließt, ragt in die Vulva hinein, und durch ihn, der zunächst ganz von der Schleimsubstanz umhüllt ist, wird die Befestigung der Spermatophore hauptsächlich bewirkt.

Ich sehe in dieser Spermatophore nicht nur den einfachsten Typus der Spermatophore mit paariger Ampulle, sondern die in bezug auf die Hüllsubstanz primitivst gebaute Locustidenspermatophore überhaupt. Eine noch größere Einfachheit des Baues könnte nur bei unpaarem Samenbehälter verwirklicht gedacht werden, wenn überhaupt beide Bestandteile der Locustidenspermatophore, Samenbehälter und „Freßsubstanz", anwesend sein sollen.

Das Auffressen der Spermatophore geschieht ähnlich wie bei *Diestrammena*, doch zieht das Weibchen den Schleim nie als Band dabei aus. Im allgemeinen beginnt das Fressen etwa $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden nach der Begattung, also viel später als bei *Diestrammena*; nach einer weiteren $^3/_4$—1 Stunde ist der ganze Schleimkörper gefressen, und nun werden ungefähr in 4 Minuten die Samenbehälter mit dem Stiel verzehrt. Darauf wird sehr ausführlich die vom zähen Schleim noch immer klebrige Legeröhrenwurzel auf beiden Seiten mit den Mundteilen gereinigt, und dann ist äußerlich dem Weibchen nichts mehr anzusehen.

Durchschnittlich copulierte jedes Weibchen dreimal; ich vermag nicht anzugeben, wie weit diese Zahl den außerordentlich schwer zu beobachtenden Vorgängen in der Freiheit entspricht.

Als Hauptcharakteristika des Begattungsmodus von *Leptophyes punctatissima* möchte ich die Stellung (Männchen, stark ventral gekrümmt unter dem Weibchen sitzend), drei deutlich unterscheidbare Phasen des eigentlichen Copulationsaktes und die sehr einfach gestaltete Spermatophore bezeichnen.

Andere ungeflügelte Phaneropteriden.

Während ich bisher nur *Leptophyes punctatissima* als Vertreter der Odenturen beobachten konnte, hat Bérenguier (3) außerordentlich wichtige und exakte Studien an *Isophya pyrenaea var. nemauensis*, Bér. angestellt, auf die wir insbesondere deshalb genauer

eingehen müssen, weil sich überraschenderweise zwischen den Befunden an *Leptophyes* und *Isophya* schwerwiegende Unterschiede im Bau der Spermatophore gezeigt haben, ein Ergebnis, auf das man bei der nahen Verwandtschaft beider Genera nicht gefaßt sein konnte.

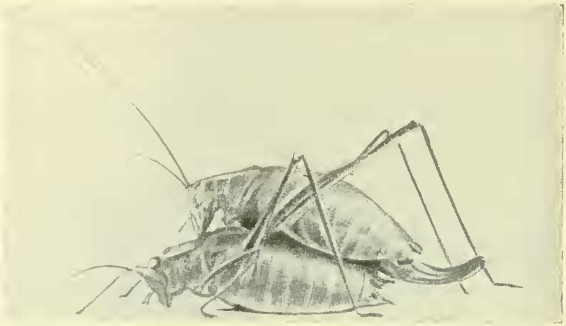

Fig. O. Copulationsstellung von *Isophya* (nach Bérenguier).

Die Einleitung zur Begattung schildert Bérenguier so, daß das Männchen sich mit den Fühlern längere Zeit mit dem Weibchen betastet, sich dann herumdreht und unter das Weibchen gleitet. Dieses steigt dabei auf seinen Rücken, und das Männchen ergreift wie bei *Leptophyes* die Basis der Legeröhre oder genauer zwei Ausbuchtungen an der nun klaffenden weiblichen Subgenitalplatte mit seinen Cerci. Das Weibchen benagt auch hier die Elytren des Männchens während des Anfanges der Begattung. Nun aber kommt es zu wesentlichen Abweichungen: „Sitôt les deux insectes ainsi en contact, une vésicule blanche de quelques millimètres de diamètre surgit des organes du ♂ et grossit très rapidement; au bout d'une à deux minutes les insectes se séparent, la ♀ emportant le spermatophore que le ♂ vient de lui fixer à la base de l'oviscapte.“ Hier geht also die Begattung zunächst sehr viel schneller vor sich als bei *Leptophyes*, außerdem weicht aber vor allem die Spermatophore selbst in ihrem Bau vollständig von der jener Species ab. Fig. O und P sind der Arbeit von Bérenguier entnommen und zeigen das Weibchen mit der außerordentlich umfangreichen Spermatophore, die der Autor folgendermaßen beschreibt: „Diese Spermatophore, die die Consistenz und Farbe gekochten Eiweißes hat, wird durch eine Vereinigung von vier zu Paaren angeordneten Blasen gebildet, deren oberes Paar weiter voneinander entfernt und halb so groß wie die unteren ist, die einen Durchmesser von 6 mm haben. Sie ist an der Basis der Lege-

röhre mit Hilfe eines breiten Stieles angeheftet, dessen eines Ende (seine Wurzel) sich in die klaffende Spalte der Subgenitalplatte einsenkt"; es wird nunmehr die Bedeutung dieses Stieles als Durchgangsweges der Spermatozoen erörtert und dann die besonders bemerkenswerte Methode der Einbringung der Spermatophore beschrieben: „In dem Augenblick, in dem die Spermatophore aus den männlichen Genitalien austritt, wobei sie zwischen der Legeröhre des Weibchens und der Subgenitalplatte des Männchens eingeklemmt ist, hängt sie sofort fest mit Hilfe ihres Stieles, der sich in die weiblichen Organe zwischen Legeröhre und Subgenitalplatte einfügt; dann, in dem Maße, wie sie mehr hervortritt, legt sie sich immer mehr an die Basis der Legeröhre in der Richtung von vorn nach hinten an. Die beiden größeren Lappen richten sich zuerst auf, es folgen die beiden kleineren und dann der Stiel zuletzt. Auf diese Art wird eine Umdrehung der Spermatophore bewerkstelligt im Vergleich zu ihrer Stellung beim ersten Austritt, so daß ihre obere Fläche zur unteren wird."

Fig. P. *Isophya pyrenaea var. nemauensis*, Weibchen mit Spermatophore unmittelbar nach der Begattung (nach Bérenguier).

Daraus folgt zweierlei: erstens ist hier nicht die Rede von der Ausstülpung des „Penis". Die Vereinigung der beiden Tiere scheint lockerer zu sein als bei *Leptophyes*, wo mindestens ein Einpressen der männlichen in die weibliche Genitalöffnung stattfindet; zweitens ist der Prozeß der Einbringung und Umdrehung der hier deutlich geformten, von der bei *Leptophyes* gänzlich abweichend gebauten Spermatophore eher mit dem bei *Diestrammena* beobachteten Vorgang zu vergleichen. Allerdings ist bei *Isophya* wegen der viel höheren Differenzierung der Organe an der Hinterleibsspitze der ganze Vorgang komplizierter geworden als dort, wo er sich in der denkbar primitivsten Form abspielt.

Noch eines sehr wesentlichen Unterschiedes im Verhalten von *Leptophys* und *Isophya* muß hier gedacht werden: niemals gelang es Bérenguier bereits einmal copulierte Tiere zu einer zweiten Begattung zu bringen, und zwar galt dies für beide Geschlechter.

„♂ ou ♀ ne s'accouplent qu'une seule fois: je n'ai jamais pu obtenir aucun résultat en mettant en présence, même durant plusieurs jours, soit: ♂ vierge et ♀ déjà fécondée; soit ♂ s'étant déja accouplé et ♀ vierge; les inséctes mêmes paraissaient se fuir l'un l'autre." Daß *Leptophyes* gerade wegen der leichten Wiederholung der Begattung ein so günstiges Beobachtungsobjekt darstellt, wurde hervorgehoben, und dieser Unterschied in dem Verhalten der beiden Gattungen scheint mir nicht minder bemerkenswert als der im Bau der Spermatophoren.

Das Fressen der Spermatophore beginnt nach Bérenguier wenige Minuten nach der Copulation; allmählich werden die beiden größeren Lappen stückweise aufgezehrt, zuletzt, 3—4 Stunden post coitum, werden Ampullen und Stiel gefressen.

Bérenguier teilt noch mit, daß bei *Barbitistes berenguieri* Val. May die Begattung ganz genau wie bei *Isophya* verläuft, ebenso soll *Orphania denticauda* Charp. den gleichen Copulationsmodus befolgen (4). Bérenguier nimmt daraufhin an, daß alle Phaneropteriden in gleicher Weise copulieren. Für die ungeflügelten Formen Europas (Odonturen) ist nun die Stellung (der Weibchen auf dem Männchen sitzend) wohl überall gleich, aber die Spermatophore von *Leptophyes* fällt ganz aus dem Rahmen des Gewohnten heraus.

Aber auch die Übereinstimmung in der Begattungsstellung wird sofort durchbrochen, wenn wir die geflügelten Formen berücksichtigen.

### Geflügelte Phaneropteriden.

*Phaneroptera falcata* Scop. Beobachtet: 8 Copulationen an Gefangenen. Außerdem Spermatophoren von *Tylopsis liliifolia* Fab. konserviert.

Über die Spermatophoren von *Phaneroptera falcata* finden wir bei Fabre eine später zu besprechende Angabe, außerdem hat Boldyrev (8) Spermatophoren von *Tylopsis thymifolia* Petagna gesehen, aber vorläufig noch nicht näher beschrieben. Über den höchst eigentümlichen, einen Fall für sich darstellenden Begattungsmodus dieser Art finde ich keine Angaben in der Literatur.

Mein Material von *Ph. falcata* stammte größtenteils von dem gleichen Berghang bei Gamburg, an dem ich *Leptophyes punctatissima* gefangen hatte, und beide Tiere kommen dort ungefähr auf den gleichen Örtlichkeiten vor, wenn auch *Phaneroptera* Brombeerhecken nicht so ausschließlich bevorzugt wie *Leptophyes*. Von der süd-

europäischen Art *Phaneroptera quadripunctata* Br. fand ich im September 1900 in einer Macchia bei Rovigno wohl 50 und mehr Weibchen, die sämtlich mit dem Fressen von Spermatophoren beschäftigt waren. Außerdem habe ich im September und Oktober 1906 bei Mostar und Ragusa Weibchen der nahe verwandten Art *Tylopsis liliifolia* Fab. mit anhaftenden Spermatophoren konserviert. Wir werden später sehen, weshalb man gerade bei diesen Formen häufig mit Spermatophoren versehene Weibchen im Freien antreffen kann.

Die Begattung selbst im Freien zu beobachten, ist mir, wie bei den südlichen Arten, nicht gelungen. Bei *Ph. falcata* habe ich es wegen der nicht sehr großen mir zur Verfügung stehenden Anzahl der immerhin nicht häufigen Tiere gar nicht erst versucht, sondern nur an Gefangenen Beobachtungen gemacht, die von gutem Erfolge begleitet waren. Dabei machte ich die Erfahrung, daß die Tiere ziemlich leicht am Leben zu halten sind und sich rein vegetabilisch ernähren. Salat, besonders aber unreife Brombeeren, fressen sie mit Vorliebe, und die überaus reichliche Defäkation entspricht dieser reichlichen Nahrungsaufnahme. Dabei kann man häufig beobachten, was Bérenguier an *Isophya* sah, daß die Tiere den am After hängenden Kot durch einen Hieb mit einem Sprungbein weit hinwegschleudern. Die Weibchen, die träger und friedfertiger sind als die Männchen, vertragen sich im allgemeinen gut. Die Männchen haben dagegen die Gewohnheit, einander die Flügelspitzen abzufressen, und die Sterblichkeit war unter ihnen — weshalb, weiß ich nicht — größer als bei den Weibchen. Die sehr unruhigen Männchen lassen, wenn zu mehreren beisammen, fast fortwährend ihr leises, kratzendes Zirpen hören, _ ⏑ _ ⏑ ⏑, und nur selten werden, bei großer feindlicher Erregung, lautere, rhythmische, aber gleichfalls klanglose Zirptöne hervorgebracht.

Man tut gut daran, die Imagines früh (etwa Mitte August) zu fangen oder auch Nymphen im Käfig sich häuten zu lassen und sie später zu copulieren, da ich ebensowenig, wie dies Bérenguier (3) bei *Isophya* gelang, eine zweimalige Begattung bei *Phaneroptera* feststellen konnte. Die Männchen, die nach der Begattung kenntlich gemacht worden waren, starben nach wenigen Tagen, und die Weibchen wurden nicht wieder befruchtet. Ich betone, daß ich etwa 20 Weibchen gleichzeitig im Käfig hielt. Aus der Tatsache der einmaligen oder doch nicht häufigen Begattung erklärt sich auch die

geringe Zahl meiner Beobachtungen, 8, bei relativ reichlichem Material.

Ob das Zirpen der Männchen, das, wie erwähnt, fast fortwährend ertönt, eine anreizende Wirkung auf das Weibchen ausübt, vermag ich nicht anzugeben: es war jedenfalls nichts davon zu bemerken, daß die Weibchen hier — wie dies anderswo deutlich zu beobachten ist — eine aktive Rolle bei der Einleitung der Copulation spielten. Vielmehr suchen die Männchen höchst lebhaft die Weibchen auf und zeigen durch starkes Herabsenken des Hinterleibes bei leichtgehobenen Flügeln ihre Erregung an. Außer bei *Diestrammena* (vielleicht allen Stenopelmatiden) scheinen alle Locustiden die Krümmung des Hinterleibes bei geschlechtlicher Erregung auszuüben; diese Stellung erklärt sich daraus, daß sie dem sonst durch die Flügel des Männchens verhinderten Weibchen das Aufsteigen auf dessen Rücken erleichtert. Daß sie bei stummelflügligen Formen (*Leptophyes, Thamnothrizon* usw.) beibehalten worden ist, ist nicht weiter zu verwundern, obwohl hier das Heben der zu Zirpschuppen verkümmerten Flügeldecken keinen rechten Zweck mehr hat.

Nach dem Verhalten der stummelflügligen Arten, das mir aus Bérenguier's Schilderung bekannt war, ferner nach eigenen Beobachtungen an Decticiden hatte ich nun erwartet, daß auch bei *Phaneroptera*, obwohl mir durch die Länge der Flügel eine gewisse Schwierigkeit gegeben schien, das Weibchen auf den gekrümmten Rücken des die Flügel hebenden Männchens steigen werde. Zu meinem Erstaunen war dies niemals der Fall, sondern in allen beobachteten Fällen wurde vielmehr die Copulation auf eine ganz andere Weise eingeleitet: das erregte Männchen läuft in der beschriebenen Stellung mit abwärts gekrümmtem Abdomen sehr rasch umher und versucht, an die Seite des Weibchens, das seine Paarungslust erregt, zu gelangen. Hat das Weibchen keine Neigung zur Begattung, so entfernt es sich, wobei es oft vom Männchen verfolgt wird. Ist es aber paarungslustig, so duldet es rein passiv die Annäherung des Männchens. Beide Tiere laufen nebeneinander her, das Männchen überholt das Weibchen und beginnt jetzt plötzlich mit erhobenen Flügeln und tiefgesenktem Hinterleibe rückwärts zu gehen, wobei es von der Seite her seine Cerci unter die Vulva des Weibchens zu schieben sucht. Sobald dies gelingt, ergreift das Männchen mit seinen langen, gekrümmten Cerci (Fig. Q), die er dorsalwärts hebt, die Stellen rechts und links der Legeröhrenwurzel, caudal von der Subgenitalplatte des Weibchens. Nun steht also das Männchen seit-

wärts neben dem Weibchen, die Köpfe sind nach derselben Seite gerichtet, und bis auf den seitwärts unter das Weibchen geschobenen Hinterleib des Männchens sind die beiden Körper parallel gestellt. Sowie aber die Cerci die weibliche Subgenitalplatte erfaßt haben, krümmt sich das Männchen noch viel stärker ventral ein, und schließlich kriecht es unter dem Weibchen nach hinten (Taf. 17 Fig. 8a) mit seinem Kopf durch, den es caudal von der weiblichen Legeröhre wieder erhebt. Dabei geht das Weibchen ganz langsam vorwärts, oder es sitzt, obwohl seltener, wohl auch ganz still. Das Männchen kommt, sobald es vom Boden frei geworden ist, wieder so zu liegen, daß die Längsachse seines Körpers in der Verlängerung der des weiblichen liegt. Die langen Hinterbeine des Männchens berühren noch den Boden, sein Kopf ragt frei nach aufwärts in die Luft.

Fig. Q. Äußere männliche Genitalien von *Phaneroptera falcata*, *a* dorsale, *b* ventrale Ansicht. *α* After, *β* Cerci, *γ* Subgenitalplatte (nach Fischer).

Betrachten wir, was inzwischen an der Stelle der Vereinigung beider Tiere vor sich geht: die Cerci des Männchens halten an der weiblichen Subgenitalplatte die Legeröhrenwurzel fest umklammert; zwischen ihnen und der sich hebenden männlichen Subgenitalplatte tritt der gelbliche, halb durchsichtige Schleimhautwulst hervor, der als Penis bezeichnet wird und der, obwohl relativ größer, dem von *Leptophyes* ähnelt. Auch hier beginnt also der erste Teil der Begattung mit dem Ausstülpen und Andrücken (oder Eindrücken?) des Penis. Er dauert etwa eine Minute, und man kann beobachten, wie die ausgestülpte Schleimhaut des Männchens sich nach Ablauf dieser Zeit alsbald wieder zurückzieht und aus der Genitalöffnung selbst zwei kreideweiße, etwa $1^1/_2$—2 mm im Durchmesser haltende Kugeln, die Samenbehälter, sichtbar werden. Wenn dies geschehen ist, zieht sich der „Penis“ völlig ein, das Männchen legt, ähnlich wie das von *Leptophyes*, den Ausschnitt seiner Subgenitalplatte an die Ventralkante der Legeröhre des Weibchens, und nun geschieht etwas sehr Eigentümliches: das Weibchen tut einen kurzen Schritt oder Sprung nach vorn, und das Männchen zieht seine Cerci, die oral von den eben erschienenen Samenbehältern der

Spermatophore liegen, während sie mit ihren Spitzen fest eingehakt bleiben, über die Ampullen weg nach hinten. Bei der gebogenen Form der Cerci ist diese Bewegung leicht möglich. Die Cerci sind also jetzt extrem stark ventral abgeknickt, so daß der weitere Teil der Spermatophore dorsal von ihnen austreten muß. Gleichzeitig mit dem Zurückstreifen der Cerci über die Samenampullen und mit dem Anlegen der Subgenitalplatte führt das Männchen eine heftige, kurze Bewegung mit seinem ganzen Körper aus, den es noch stärker als bisher ventral einkrümmt, so daß es mit seinen Mundteilen und Vorderbeinen die Legeröhrenspitze des Weibchen ergreifen kann (Taf. 17 Fig. 8b). Nun tritt die Hauptmasse der Spermatophore dorsal von den Cerci, also in der gegenwärtigen Situation am meisten nach unten, aus in Gestalt zweier halbdurchsichtiger, trübglasiger, beulenartiger Körper. Während unter einigen heftigen Kontraktionen des Hinterleibes das Männchen die Spermatophore herauspreßt, streckt sich sein Abdomen mehr und mehr gerade, die Mundteile und Füße lassen die Legeröhre des Weibchens los, und schließlich, in der Endstellung (Taf. 17 Fig. 8c), bildet der männliche Hinterleib fast die gerade Verlängerung des leicht erhobenen weiblichen. Die Sprungbeine des Männchens sind auf den Boden gestemmt, sonst schwebt das ganze Tier, nur durch die Spermatophore und durch die Cerci am Weibchen festgehalten, frei in der Luft. Die ganze Begattung dauert durchschnittlich 7 Minuten (4—9′ beobachtet), und sie wird dadurch beendet, daß das Männchen nach einer Ruhepause, während der, soweit ich sehe, die Spermatophore sich nicht mehr vergrößert, seine Geschlechtsöffnung von der Spermatophore herabzieht, wobei ein hornartiger, glasiger, spitzer medianer und unpaarer Fortsatz der Gallertsubstanz der Spermatophore sichtbar wird, der bisher noch im männlichen Körper verborgen war. Man kann sagen, daß das Männchen, wenn es erst die Cerci über die Ampullen der Spermatophore hinweggehebelt hat, seine weit klaffende Hinterleibsspitze über die Spermatophore fortstreift. Alles in allem können wir bei diesem Begattungsmodus wieder drei Phasen unterscheiden: 1. Das seitliche Anklammern des Männchens und seine purzelbaumartige Bewegung, durch die es hinter das Weibchen zu hängen kommt; 2. die Ausstülpung des Penis und den Austritt der Ampullen; 3. das Zurückstreifen der Cerci und den Austritt des Hauptanteiles der Spermatophore, Trennung der Tiere.

Die seltsame Stellung der copulierten Tiere hat, soweit bis jetzt

bekannt, nur in der Copulation bei der Gattung *Ephippigera* einen wenigstens einigermaßen vergleichbaren Parallelvorgang, den Bérenguier (4) schildert. Wir werden bei dieser Gattung noch auf die etwaige Ursache der Umdrehung, des „Mouvement de bascule" Bérenguier's, beim Männchen zurückkommen, vorläufig soll nur festgestellt werden, daß die seitliche Annäherung des Männchens an das Weibchen und das Zugreifen mit den Cerci in dieser Stellung bisher nur bei *Phaneroptera* bekannt ist; dieser Vorgang kann wohl nur mit der ganz ungewöhnlichen Länge der Flügel bei unserer Gattung zusammenhängen, die einem Aufsteigen des Weibchens auf den Rücken des Männchens mit dessen nachheriger Umdrehung um fast 270° hinderlich wären. Und diese Notwendigkeit eines seitlichen Herankommens des Männchens bedingt wohl zweifellos wiederum eine bedeutende Aktivität des Männchens. Damit geht Hand in Hand eine völlige Passivität des Weibchens bei dem Beginn der Begattung, wie ich sie bei keinem anderen Locustidenweibchen gesehen habe.

Das Produkt dieses Begattungsvorganges, die Spermatophore, ist wesentlich fester in seiner Konsistenz als bei *Diestrammena* und *Leptophyes*. Sie besteht aus zwei kugligen Ampullen mit mäßig dicken Wandungen, aus denen zwei feine Ausführungsgänge durch einen kegelförmigen, in der Vulva befestigten Stiel das Sperma in das Receptaculum seminis passieren lassen. Der Stiel ist außerordentlich fest in die Vulva eingelassen, er drängt die Subgenitalplatte ziemlich weit von ihr ab. Außer den Binnenräumen der Behälter besitzt die Spermatophore, soweit ich sehen kann, weiter keine Hohlräume, und ihr größerer Teil wird von der massiven schleimigen Substanz gebildet, deren Form und Lage zu den Behältern Taf. 18 Fig. 5a zeigt. Fig. 5b, Taf. 18 zeigt die von der Hüllsubstanz entblößten Ampullen. Eine aus Mostar stammende Spermatophore von *Tylopsis libiifolia* Fab., einer nahe verwandten Art, die Taf. 17 Fig. 4 darstellt, besitzt eine kompliziertere Struktur des Spermatophorenstieles, da hier oral von den eigentlichen Ampullen noch zwei blasige, dünnwandige Hohlräume liegen, die nicht mit denen der Ampullen zu kommunizieren scheinen.

Die großen Hauptlappen der Spermatophore von *Phaneroptera* bestehen aus einem trüberen, sich jederseits der Ampulle anschließenden zentralen und einer durchsichtigeren äußeren Substanz, die in 2 ventral und oral gelegenen stumpfen Höckern vorspringt. Zwischen beiden liegt eine seichte Rinne, die caudal verstreicht. Hier

setzt sich der erwähnte hornartige Zipfel caudalwärts fort, der sich unmittelbar ventral von der Legeröhre ca. 4 mm weit erstreckt. Das Ganze ist zäh, fest, elastisch. Nach der Härtung in Formol oder Alkohol bricht leicht die Hauptmasse der Spermatophore von den Ampullen ab, so daß diese mit dem Stiel allein in der Vulva verbleiben.

Fabre (16) äußert die Meinung, daß bei *Phaneroptera* das Weibchen im Gegensatz zu anderen Heuschrecken (nur bei *Ephippigera* vermutet er das gleiche Verhalten) sich der Spermatophore nicht durch Fressen entledige, sondern daß der vertrocknete Körper nach über 48 Stunden herausfalle.

Diese Beobachtung ist richtig, und man kann manchmal *Phaneroptera*-Weibchen noch am 3. Tage nach der Begattung mit einer vertrockneten Spermatophore in der Vulva herumkriechen sehen, deren Ampullen schwärzlich-braun gefärbt sind, während die Reste der Hauptmasse eine trübe, formlose, sehr verkleinerte Masse darstellen. Trotzdem ist der Freßinstinkt entgegen Fabre's Annahme auch bei *Phaneroptera* stark entwickelt, und die südeuropäische geflügelte Phaneropteride *Tylopsis liliifolia* findet man, wie erwähnt, häufig im Freien mit dem Fressen der Spermatophore beschäftigt vor. Hier spielt sich die Sache so ab, daß das Weibchen, oft in langen Intervallen, während mindestens 24 Stunden immer wieder Stücke von der Spermatophore losbeißt und auffrißt, aber die Ampullen bis zum spontanen Herausfallen in der Vulva läßt, es liegt also hier eine starke Modifikation des Verhaltens anderer Locustiden vor. Taf. 18 Fig. 5 C zeigt ein konserviertes Weibchen mit einer ca. 48 Stunden herumgetragenen Spermatophore. Das Ausfallen des Spermatophorenrestes selbst habe ich nicht beobachtet.

Somit zeigt uns *Phaneroptera falcata* in dem Verlauf der Begattung, insbesondere in den dabei eingenommenen seltsamen Stellungen der Geschlechter, in der Art des Austrittes der Spermatophore, in deren Gestaltung und endlich in dem Verhalten des Weibchens der eingebrachten Spermatophore gegenüber in allen Stücken Gegensätze zu den Odonturen, den stummelflügligen Formen. Dabei ist das Verhalten von *Phaneroptera* so, daß man sich kaum wird entschließen können, es für das ursprünglichere dem der anderen gegenüber zu halten, obwohl deren Flugunfähigkeit ein sekundär erworbenes Merkmal ist. Es ist nach den bisherigen Beobachtungen an dieser Subfamilie auch schlechterdings nicht möglich, sich ein Bild von einem gemeinsamen Begattungstypus zu machen, von dem die einzelnen

beschriebenen Formen abzuleiten wären. Vielleicht haben wir in der Begattung von *Leptophyes* einen in relativ unveränderter Form erhaltenen primitiven Vorgang zu erblicken. Weitere Beobachtungen an möglichst vielen Species der artenreichen Gruppe der Phaneropteriden würden vielleicht Aufschlüsse geben können über die Wandlungen, die der Copulationsvorgang in dieser Subfamilie durchgemacht hat.

### Subfam. *Ephippigeridae.*

Eigene Beobachtungen kann ich nicht anführen, doch liegt eine vortreffliche Schilderung des Begattungsvorganges von *Ephippigera terrestris* Yersin durch Bérenguier (4) vor.

Die bekannteste hierhergehörige europäische Art, *Ephippigera vitium* Serv., wurde bereits von Fischer (18) bei der Begattung beobachtet, und er ist wohl der Erste, der eine Locustidenspermatophore beschreibt: „Equidem . . . id adiungam, bis mihi contigisse, ut Ephippigeram vitium in cavea inclusam inter coitum observarem, in quo perinde ut in Gryllodeis femina super marem sedet. Post copulam ad orificium genitale feminae (h. e. ad basin ovipositoris) materiam lacteam, Magnitudine pisum adaequantem, subpellucidam, albumini similem animadverti . . . modo symmetrico elegantissime constructum, ad cuius basin utrinque bulla magis hyalina cum nucleo croceo vel aurantiaco . . . conspicienda erat. Primo intuitu fere credi potuisset, inter coitum vehementem partes quosdam organorum sexualium feminae esse evulsas, nisi huius dissectio me docuisset, hoc non ita se habere nec adesse organa, quibus hic humor secernetur, et nisi posta observavissem, hanc materiam excerni feminaeque, ut fit in Gryllodeis, affigi quasi tantum involucrum materiae spermaticae, quae a femina sensim introrsum excipitur dum volucrum ex parte exsiccatum et pessum erat.“ Ferner gibt dieser Autor an, daß beide Geschlechter in kurzen Zwischenräumen häufig kohabitieren.

Fabre hat die Begattung der gleichen Art nicht beobachten können, dagegen schildert er ausführlich das Verhalten des mit der Spermatophore beladenen Weibchens. Er beschreibt zunächst die Spermatophore als außerordentlich groß, den Hinterleib des Tieres an Breite übertreffend, mit unregelmäßig höckeriger Oberfläche, wie die einer großkörnigen Maulbeere. Er vergleicht das Ganze mit einem Packet Schneckeneier. Eine seichte Medianfurche teilt die Spermatophore in zwei symmetrische Hälften von je 7—8 Kugeln.

Auch Fabre schildert die von Fischer bereits betonte orangerote Färbung der eigentlichen Samenbehälter, einen Befund, der sich auch bei der Phaneropteride *Tylopsis liliifolia* findet. Ein breiter glasiger Stiel befestigt das Ganze in der Vulva.

Nun verhält sich *Ephippigera vitium* nach unserem Gewährsmann in der Behandlung der Spermatophore so, wie wir es von *Phaneroptera falcata* kennen gelernt haben: sie frißt von Zeit zu Zeit Stückchen von der Spermatophorenrinde ab, trägt aber die größere Masse der Spermatophore 2 Tage lang mit sich herum, bis sie von selbst aus der Vulva herausfällt.

Bérenguier (4) schildert die Begattung von *Ephippigera terrestris* Yers. folgendermaßen: „Das Männchen gleitet nach rückwärts unter das Weibchen, das, möglichst hoch auf seinen Beinen aufgerichtet, ihm ein Stück weit auf den Rücken steigt, wobei der Hinterleib des Männchens vollständig zurückgebogen ist, so daß die Ventralfläche nach oben sieht (recourbé, la face ventrale en haut). Die Cerci ergreifen heftig (brusquement) die Subgenitalplatte des Weibchens und haken ihre Seitendornen in die beiden Gruben an deren Basis ein. Nun klafft die weibliche Subgenitalplatte, während die des Männchens sich an die ventrale Legeröhrenkante anlegt, und der Penisapparat („les titillateurs“) in den Spalt hinter der weiblichen Subgenitalplatte eindringt. All dies geht außerordentlich rasch vor sich. Wenn sich das Männchen so befestigt hat, läßt das Weibchen das Pronotum des Männchens los, das es vorher benagt hatte, und tut einen Sprung nach vorn. Das Männchen überschlägt sich infolgedessen, und während seine Genitalorgane am Weibchen in der bisherigen Lage befestigt bleiben, wird es auf den Rücken geworfen, und sein Kopf ist nun nach rückwärts gerichtet und befindet sich unterhalb der Legescheide des Weibchens. An diese klammert es sich nun mit den Vorderbeinen an, während die hinteren weist ausgestreckt werden. Nun contrahiert sich fast unmittelbar darauf der Hinterleib des Männchens gewaltsam und die Spermatophore erscheint. Der Penis läßt los, um sie austreten zu lassen, und in wenigen Sekunden ist sie befestigt. Dann trennt sich durch eine heftige Bewegung das Weibchen vom Männchen, das auf dem Rücken liegen bleibt, bald aber wieder zirpt.“

Bérenguier geht nun auf den Unterschied zwischen dieser Copulationsstellung und der von ihm bei *Isophya* und *Barbitistes* beschriebenen näher ein. Er sagt, daß bei *Isophya* die Verbindung zwischen den Geschlechtern lockerer ist, daß dort die Cerci nur wenig

fest an der weiblichen Subgenitalplatte angreifen und dann die Spermatophore austritt. Bei *Ephippigera* dagegen greifen die Cerci mit ihren Haken fester in eine korrespondierende Vertiefung der weiblichen Subgenitalplatte ein, die Subgenitalplatte des Männchens legt sich mit ihrem Ausschnitt an die untere Legescheidenkante des Weibchens, und der Penis wird eingeführt.

Diese Unterscheidung gilt nicht für *Ephippigera* und *Leptophyes*; bei dieser Phaneropteride sahen wir, daß eine Einführung des Penis und das Anlegen der Subgenitalplatte des Männchens statthatte, ohne daß ein „mouvement de bascule" des Männchens dadurch notwendig würde. Es ist wohl hauptsächlich die Form der männlichen Subgenitalplatte, die es *Leptophyes* erlaubt, das lange, rinnenförmige Organ an die ventrale Legeröhrenkante anzulegen, ohne die Stellung dabei zu ändern. Da ich die Copulation von *Isophya*, *Barbitistes* und *Orphania* nicht vom Augenschein her kenne, vermag ich vorläufig nach Bérenguier's Darstellung nur einen primitiven Begattungsmodus darin zu erkennen, daß hier die Spermatophore ohne Immissio penis (des „Titillateurs") in die Vulva eingebracht wird, ähnlich wie bei *Diestrammena*.

An einer anderen Stelle (3) sucht Bérenguier den Grund für den Unterschied in der Copulationsstellung von *Isophya* und *Ephippigera* in der verschiedenen Länge der Legeröhre. „La posture du ♂ durant l'accouplement (bei *Isophya*) est nécessitée par la forme recourbée et la dimension relativement courte de l'oviscapte; s'il prenait l'attitude adoptée par les ♂ de *Anonconotus*[1]) etc., qui renversés sur le dos se cramponnent des quatres membres antérieurs et des mandibules à la pointe de l'oviscapte de leur ♀, dont la longueur est proportionnée à celle de leur corps, et leur permet de mettre en contact, sans effort, l'orifice des organes génitaux, le ♂ de l'*Isophya* ne pourrait arriver à faire aboucher son extrémité abdominale avec celle de la ♀, la longueur de l'oviscapte de celle-ci n'atteignant pas même la moitié de la longueur du corps du ♂."

Das klingt zunächst gewiß überzeugend, und auch ich würde kein Bedenken tragen, mich dieser Auffassung anzuschließen, wenn ich — die Copulation von *Phaneroptera* nicht gesehen hätte.

Wenn auch der Beginn der Copulation bei *Ephippigera* und *Phaneroptera* verschieden ist (der Grund dürfte die Flügellosigkeit

1) Ich finde eine Gattung dieses Namens weder bei Brunner (12) noch bei Fischer (18).

bei *Ephippigera*, die außergewöhnliche Flügellänge bei *Phaneroptera* sein) —, so vollzieht sich doch, wie aus Bérenguier's Schilderung klar hervorgeht, das sich Überschlagen (mouvement de culbut, de bascule) in beiden Fällen prinzipiell sehr ähnlich, und vor allem ist die Endsituation, in der das Männchen, mit Freßwerkzeugen und Beinen an die Legeröhre geklammert, hängt, ceteribus paribus in beiden Fällen sogar gleich. Und doch hat *Ephippigera*, wie ja Bérenguier betont, eine sehr lange, *Phaneroptera* eine sehr kurze Legeröhre. Die relative Länge dieses Organes kann also nicht der ausschlaggebende Grund für die Umdrehung des Männchens sein.

Bei *Phaneroptera* läßt es sich leicht verfolgen, daß in der Stellung vor dem Anklammern des Männchens an der Legeröhre die männliche Genitalöffnung dem Caudalpol des Weibchens, dann aber, wenn die Ampullen der Spermatophore erschienen, die Cerci über diese zurückgestreift worden sind und das Männchen sich an der Legeröhre hält, dem Oralpol des Weibchens zugekehrt ist. Bei *Ephippigera* scheint dieser Gegensatz vor und nach der Umdrehung nicht zu bestehen, auch ist ja hier die Anfangsstellung der männlichen äußeren Geschlechtsorgane offenbar deren Endstellung bei *Phaneroptera* schon einigermaßen ähnlich.

Ich bin auf die Begattungsstellung von *Ephippigera* deshalb ausführlich eingegangen, weil, soviel ich weiß, die Beobachtungen von Bérenguier und mir an *Ephippigera* und *Phaneroptera* die einzigen sind, die eine solche plötzliche Umdrehung des Männchens ergeben. Es handelt sich hier um die extreme Ausbildung eines Vorganges, der auch schon bei anderen Familien (Decticiden, Locustiden) angebahnt ist.

Die Spermatophore von *Ephippigera terrestris* beschreibt Bérenguier anders als Fabre die von *E. vitium*. „Le spermatophore était d'une forme presque sphérique, partagée par de légers sillons en quatre lobes, les supérieurs deux fois moins volumineux que les inférieurs, d'une couleur blanc nacré, qui tourne rapidement en jaune d'ivoire; son pédicule était visiblement enforcé sons la plaque génitale de la ♀, qui au bout de quelques heures avait tout dévoré."

Die Schilderung der Spermatophore erinnert mehr an die von Fischer für *E. vitium* gegebene; in dem Fehlen des Freßinstinktes bei *E. vitium* nach Fabre scheint eine wesentliche und interessante Abweichung von *E. terrestris* zu bestehen, die sich in nichts

von der Mehrzahl der Locustidenweibchen in dieser Hinsicht unterscheidet.

Vosseler (35) schildert die Spermatophoren zweier nordafrikanischen Ephippigeriden, *Eugaster guyoni* Serv. und *Platystolus pachygaster* Br., von denen er auch Abbildungen gibt, die ich hier reproduziere (Fig. R). Seine Darstellung, in der leider über den Modus der Begattung nichts angegeben ist, zitiere ich hier wörtlich:

„Obwohl nach Form und Grösse ziemlich verschieden, ist der Bau der Spermatophoren dieser beiden Locustiden doch nach einem einheitlichen Princip in symmetrischer Anlage entstanden.

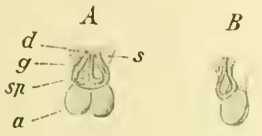


Fig. R.

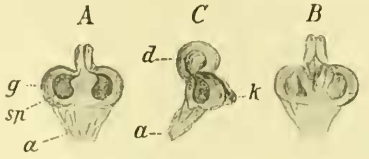


Fig. S.

Fig. R. Spermatophore von *Eugaster*. *d* Ausführungsgang, von Schleim (*s*) umgeben. *g* Außenhaut. *sp* Binnenraum der Ampulle. *a* Hüllsubstanz (nach Vosseler).

Fig. S. Spermatophore von *Platystolus*. *C* Seitenansicht, *A*, *B* von oben nach unten gesehen. *A g* Gallertmasse, die Ampullen umschließend, *C d* Ausführungsgänge. *sp* Ampulle. *a* Hülle. *k* Kittmasse (nach Vosseler).

Der wesentlichste Teil, die Samenkapsel, besteht bei *Eugaster*, wo die Verhältnisse einfach liegen, aus einem Paar flaschenförmiger Körper mit langem Hals, dem Ausführungsgang (*d*), welcher gerade verläuft. Eine glashelle, aber sehr consistente gallertähnliche Masse (*g*) umgiebt diese Samenbehälter (*sp*) und ist von einer zähschleimigen, besonders nach den Ausführungsgängen zu dichter aufgelagerten Substanz (*s*) eingeschlossen. Hinter diesen mit einander verkitteten weissen Samenbehältern liegt ein ebenfalls paariger, durch seitliche Verschmelzung zweier Kugeln entstandener Gallertkörper, der ziemlich durchsichtig und weich ist (*a*). Nach der Begattung steckt das vordere Stück der Spermatophore fest in den weiblichen Genitalien, der Körper der Samenbehälter aber und die Gallertkugeln bleiben äusserlich sichtbar längere Zeit hängen und werden oft erst nach 1—2 Stunden vom Weibchen weggebissen und gefressen.

In der Gefangenschaft wurde ein und dasselbe Weibchen 3—4 mal, von verschiedenen Männchen, begattet, welche jeden Act mit einem

charakteristischen Gezirpe einleiteten. Mehr als zwei Begattungen führte ein Männchen in einem Tag nicht aus, setzte dieselben aber von Anfang August bis Ende October fort.

Von *Platystolus* erhielt ich nur eine Spermatophore (Fig. S), an einem frisch gefangenen Weibchen. Dieselbe fällt durch ihren gewaltigen Umfang sofort auf. Obwohl der Producent kleiner als der männliche *Eugaster* ist, erreicht die Breite und Länge der Samenkapsel mehr als das Doppelte von der des *Eugaster*. Die Samenbehälter bilden kleine Retorten, welche von einer festen, dicken Gallertmasse (fig. 3 A *g*) umschlossen, in lange feine Ausführungskanäle sich fortsetzen (fig. 3 C *d*). Denkt man sich das ganze Gebilde in situ am weiblichen Genitalapparat befestigt, so haftet es bei *K* an der Wurzel der Legescheide vermittels einer besondern Kittmasse, in der die Form der Legescheide eingedrückt ist; die Samenbehälter bleiben aussen, an sie schliesst sich nach hinten wie bei *Eugaster* wieder weiche hyaline Gallerte an (*a*), deren Umrisse nicht mehr bestimmt werden konnten, da die Trägerin bereits mit dem Verzehren begonnen hatte. Bis hierher war morphologisch die Übereinstimmung zwischen den beiden Arten von Spermatophoren unverkennbar. Der Ausführungsgang allein ändert dieselbe, da er bei *Platystolus* nicht gerade verläuft, sondern im Anfang sich medianwärts und bei der angegebenen Lage gleichzeitig nach unten biegt, um in einem weiten Spiralbogen wieder aufzusteigen. Dieser Theil des Ausführungsganges ist sehr dünn, wie der Samenbehälter liegt er in einer festen, aber weniger harten Gallerte, die in der abgebildeten Weise die vom Ausführungskanal ausgeführte Figur mitmacht und ebenfalls durch eine Rinne in der äussern Curvatur und deutliche Spaltung am Ende die bilaterale Anlage verräth. Der ganze Bogen kommt bei der Begattung ins Innere der weiblichen Genitalien zu liegen, seine Form und Grösse hängt mit der Beschaffenheit derselben zusammen und trägt neben der erwähnten Kittmasse zu einem recht vollständigen Festsitzen des Apparats bei. Die für *Eugaster* angeführte schleimige, den Ausführungsgang begleitende Gallerte fehlt."

Vosseler betont dann den bisher einzig dastehenden Bau der Spermatophore von *Platystolus*, deren Ausführungsgänge von denen anderer Ephippigeriden-Spermatophoren erheblich abweichen. Er diskutiert sodann die Fabre'sche Meinung, daß jede Spermatophore 4 kommunizierende Hohlräume enthalte, und hält für möglich, daß das Sperma durch einen Druck des hinteren (größeren) Kugelpaares in das Receptaculum entleert werden könnte, falls dies nicht durch die

Eigenbewegungen der Spermatozoen geschähe. Wie es Boldyrev für *Diestrammena* zuerst annahm, geschieht das Ausfließen des Spermas aber sicherlich durch eine Art von Diffusionsvorgang, den die im Receptaculum des Weibchens vorhandene Flüssigkeit hervorruft.

„Auch bei diesen 2 Arten von Locustiden fällt der Umfang der Spermatophore im Verhältniss zu den Ausmaassen der Männchen auf, bei beiden auch wird nach der Übertragung des Samens die gallertartige Umhüllung, später die ganze entleerte Samenpatrone vom Weibchen verzehrt."

Von Interesse ist die häufige Copulation von *Eugaster*, der darin die übrigen Locustiden, soweit bekannt, zu übertreffen scheint.

## Fam. *Decticidae*.

Eigene Beobachtungen: *Decticus verrucivorus* L. 2 Copulationen im Freien.

*Platycleis roeseli* Hagenb. 1 Copulation im Freien, 3 in Gefangenschaft.

*Pl. grisea* Fabr. 1 Copulation in Gefangenschaft.

Außerdem Spermatophoren von *Decticus albifrons* Fabr. und *Thamnotrizon cinereus* L. beobachtet, von der zweiten Art konserviert.

In der Literatur spielt gerade die Begattung eines *Decticus*, des südeuropäischen *D. albifrons*, deshalb eine große Rolle, weil Fabre (16, 17) seine Untersuchungen an diesem Objekt ausgeführt und den Copulationsvorgang sowie dessen Nachspiel, das Verzehren der Spermatophore durch das Weibchen, eingehend geschildert hat. Schon Rösel (30) hat eine allerdings recht unvollständige Beschreibung der Begattung des gemeinen Warzenbeißers, *D. verrucivorus*, gegeben. Neuerdings hat Boldyrev (8) an *D. albifrons*, *Platycleis roeseli* und *Olynthoscelis pontica* Retow. Beobachtungen über Copulation und Spermatophoren angestellt, doch liegen noch keine ausführlichen Mitteilungen hierüber vor.[1]) Betrachten wir zunächst das Verhalten der Gattung *Decticus*.

Hier ist zuerst zu bemerken, daß bei den Decticiden das Stridulieren der Männchen zweifellos, nach allem, was man im Freien beobachten kann (hiervon geben die Beobachtungen an Gefangenen nur ein unvollständiges Bild) eine maßgebende Rolle beim Zusammen-

1) Anm. während der Korrektur: Während des Druckes dieser Arbeit erschienen.

finden der Geschlechter spielt. Das gilt für *Decticus* wie für *Platycleis*. Nun hat Fabre die Meinung ausgesprochen, daß das Zirpen kein eigentliches Zeichen geschlechtlicher Erregung des Männchens sein könne, weil dies auch nach der (bei *Decticus*, wie es scheint, nur einmaligen) Begattung bis an sein Lebensende fortzirpt. Es muß nun das Zirpen des Männchens, das sich noch nicht begattet hat („le mâle vierge" des Franzosen) und reif zur Begattung ist, auf die Weibchen anders wirken als das eines bereits verbrauchten Männchens, auf das kein Weibchen mehr reagiert. Ich schließe das aus folgender Beobachtung. Im Sommer 1911 zirpte auf einer von *Decticus verrucivorus* reich bevölkerten dürren Halde bei Hökendorf in Pommern ein Warzenbeißermännchen, das nur ein, und zwar ein verstümmeltes Sprungbein hatte, und auf weite Entfernungen, 10—20 m weit im Umkreise, strebten verschiedene Weibchen auf dieses Männchen zu, bestiegen es, drängten sich gegenseitig von seinem Rücken, ohne daß eine Begattung gelang. Am nächsten Tage fand an der gleichen Stelle dasselbe Spiel statt. Am 3. Tage hatte das Männchen gar kein Sprungbein mehr, aber es zirpte noch; am nächsten Tage war es verschwunden. Ich sah niemals eine Begattung mit diesem Männchen zustande kommen. Der Fall zeigt, daß ein Männchen im richtigen Stadium, das aber verhindert ist, die Begattung auszuführen, auf die Weibchen eine außerordentlich große Anziehung ausübt.

In einem 2. Falle hörte ich an der gleichen Örtlichkeit in ziemlich weiter Entfernung ein Männchen zirpen. Ein Weibchen lief, mindestens 15 m von der Stelle des Zirpens entfernt, auf diesen Ort zu. Dabei ereignet es sich gewöhnlich, daß das Weibchen seitwärts am Männchen vorbeispringt, dann umkehrt, wieder nur in der ungefähren Schallrichtung zurückgeht und so das Männchen mehr und mehr einengt. Das war auch hier der Fall. Sobald das Weibchen aber beim Männchen angelangt war, stieg dies von einer Brombeerranke, an der es zirpte, herab, setzte sich vor dem Weibchen in Begattungsstellung hin, und die Copulation fand alsbald statt.

Die passive Rolle, die das Männchen dabei spielt, schildert schon Rösel sehr anschaulich:

„Wann nun dieser Gesang eines frechen Heuschreckenmännleins ein ebenfalls brünstiges Weiblein herbeigelocket, so nähert sich dieses zu jenem nach und nach von hinten her und giebet ihm durch das Hin- und Herschlagen der Fühlhörner seine Gegenwart zu erkennen. So bald nun das Männchen seiner Ankunft inne wird, hört es auf zu

singen, schläget seine harten und langen Fühlhörner zurück, und untersuchet, was dasjenige seye, so sich ihme genähert und ob es sich eines Feindes oder Freundes zu versehen habe. Im letztern Falle bewillkommt es die gewünschte Gattin mit etlichen sanft zwitzernden Tönen, seine langen und stachligen Springfüße aber weis es so geschickt bey Seite zu bringen, daß sie durch selbige im geringsten nicht gehindert wird, ihm näher zu kommen. Diese lässet nun das Männlein auch nicht länger warten, und da sie sich ebenfalls zu paaren suchet: so steiget sie auf selbiges hinauf und bleibet sodann stille sizen; jenes ergreiffet das Weiblein mit seiner Zange, nahe am Leib, bey dem Legestachel, und halt es so lange vest, bis alles dasjenige geschehen ist, was zur Paarung erfordert wird; dieses aber ist so wohl bey allen Heuschrecken, als auch bey den Grillen die Art ihrer Befruchtung."

Während Rösel, wie aus diesen Worten hervorgeht, den eigentlichen Vollzug der Begattung nur sehr kurz abtut und die einleitenden Vorgänge genau schildert, scheint Fabre gerade diese nicht gesehen zu haben. Immerhin sind auch hierbei einige Punkte einer besonderen Besprechung wert: die für die bisher besprochenen männlichen Locustiden (außer *Diestrammena*) charakteristische Begattungsstellung mit tief abwärts gebogenem Hinterleib und gehobenen Flügeln wird auch von dem *Decticus*-Männchen eingenommen, und zwar werden die Flügel fast bis zur Senkrechten gehoben, während der Hinterleib bei tiefgesenktem Kopf bis etwas unterhalb der Horizontalen herabgedrückt wird. Diese Stellung gestattet es dem Weibchen, bei einfachem Vorwärtsgehen seinen Hinterleib in die zur Begattung nötige Stellung zu dem des Männchens zu bringen, ohne daß dessen lange Flügel dabei irgendwie hinderlich sind. Das Weibchen nagt auch hier auf dem Rücken des Männchens herum, was Fabre einmal auch als Vorspiel der Begattung, ohne daß es zu einer solchen kam, beobachtet hat.

Dabei kommt das Weibchen, wenn es weiter vorwärts geht, mit seinem Kopf in den dreieckigen Raum zu stehen, den die Oberflügel des Männchens zwischen sich fassen. Je mehr das Weibchen vorwärts rückt, desto mehr krümmt sich das Männchen zusammen, und so steht es schließlich mit seinem Kopfgipfel und der Stirn auf dem Boden, seine Flügel stehen schräg auf- und vorwärts. Sein Hinterleib hat gleich nach dem Aufsteigen des Weibchens dessen Subgenitalplatte mit den Cerci zu umfassen gesucht, die bei allen Decticiden stärker, aber kürzer sind als bei den Phaneropteriden

und an ihrer Innenseite einen Zahn tragen. Sobald die Cerci gefaßt haben, wird auch hier der „Penis“ ausgestülpt, aber er bleibt nicht immer außen sichtbar, sondern wird rhythmisch in einzelnen Stößen langsam hervorgedrückt und dann jedesmal wieder eingezogen. Von einem Eindringen in die Vulva ist noch nichts zu sehen. So kommt die Situation zustande, die Fabre bei der Beobachtung seiner Gefangenen angetroffen hat: „Le mâle est dans une position fort insolite. Couché à terre sur le flanc ou sur le dos, il relève le bout du ventre agité de spasmes. La femelle, guindée aussi haut que le permettent ses échasses, étreint le mâle, pattes de-ci, pattes de-là, oviscapte redressé: Les extrémités des deux abdomens convulsivement s'accointent par saccades et par simple juxtaposition, autant que je peux en juger“.

Fabre hat zweifellos recht, daß es sich auf diesem Stadium nur um eine Aneinanderlagerung der beiden Hinterleibsenden handle; auch später kommt es, nach mehreren Beobachtungen von mir, sicher zu keiner eigentlichen Einführung des „Penis“, aber doch zu einem Vorgang, der einer solchen sehr nahe kommt. Wenn das Auspressen und Einziehen der häutigen Umgebung der Geschlechtsöffnung (des „Penis“) eine längere Weile, 10—20 Minuten, angedauert hat, so erfolgt abermals eine solche Ausstülpung, der aber keine Retraktion folgt, und nun legt sich der Penis zwischen Subgenitalplatte und Legeröhrenwurzel fest an. Die ausgestülpte Schleimhautmasse schwillt, unter starken Kontraktionen des männlichen Hinterleibes, mehr und mehr an, und wenn sie sich endlich zurückzieht, treten, leuchtend weiß, die Ampullen der Spermatophore hier zwischen den Cerci und der locker an die ventrale Legeröhre angelegten, mit ihren Styli sie umgreifenden männlichen Subgenitalplatte hervor. In dem einen der beiden von mir beobachteten Copulationsfälle ging das Weibchen schon kurz vor dem Erscheinen der Ampullen einen Schritt vor, so daß das Männchen völlig auf den Rücken geworfen wurde. Vorher hatte es mit seinen Vorderbeinen die Legeröhre locker umfaßt, und auch in der Endstellung hingen diese noch an ihr. Doch war von einem eigentlichen Anklammern an die Legescheide, wie es für *Ephippigera* beschrieben wird, keine Rede. Im zweiten Falle wurde das Männchen erst nach dem Austritt der Samenbehälter auf den Rücken geworfen. Nach dem Erscheinen der Ampullen folgt eine etwa 1 Minute dauernde Ruhepause, dann tritt unter erneuten Kontraktionen des männlichen Hinterleibes die Hauptmasse der großen, weißen Spermatophore aus ihm hervor,

die schließlich durch das vorwärts gehende Weibchen aktiv dem Männchen vollends aus der weit klaffenden Hinterleibsspitze hervorgezogen wird.

Fabre schildert diesen Vorgang der „Geburt" der Spermatophore folgendermaßen: „Un quart d'heure environ se passe dans ces préliminaires; puis on voit sourdre du ventre du mâle quelque chose d'énorme, de monstrueux, hors de proportion avec l'animal. Par sa couleur d'un blanc d'opale, cela ressemble à deux baies de guie accolées. La femelle immédiatement se retire, portant appendue, sous son oviscapte, l'étrange machine."

Auch ich habe, als ich bei *Decticus*, zum erstenmal in meinem Leben, eine Locustidencopulation sah, den Eindruck gehabt, daß hier unter ungewöhnlichen Anstrengungen von dem Männchen eine verhältnismäßig riesige Leistung vollbracht werde. Später habe ich mit Erstaunen gesehen, daß bei *Diestrammena* eine relativ mindestens ebenso große Spermatophore ohne Mühe und Preßbewegungen hervorgebracht wird, die allerdings nicht von so fester Konsistenz ist wie die der Decticiden.

Die Spermatophore selbst ist leuchtend weiß und undurchsichtig. Fabre hat sie beschrieben und abgebildet, außerdem hat er — soweit mir bekannt, zum ersten Male für eine Locustide — den Akt des Verzehrens der Spermatophore durch das Weibchen eingehend geschildert.

In einem Falle sah Fabre (was mir nicht begegnete) eine Spermatophore, die der von ihm bei *Ephippigera vitium* beschriebenen glich und „wie ein Packet Eier von *Helix aspersa*" aussah. In 3 anderen Fällen aber bestand sie (und ich habe dieses Verhalten bei *Decticus verrucivorus* wie auch bei *D. albifrons* immer angetroffen) „aus vier eng miteinander verbundenen Blasen, zwei dorsalen, unmittelbar unter der Legeröhre, von einem matten Weiß und der Größe eines Pfefferkornes; darunter sitzen zwei von einem opalescierenden Weiß und der Größe einer Erbse. Diese vier Erhabenheiten müssen gewiß untereinander communicieren und eine gemeinsame Tasche darstellen. Ein kurzer Stiel aus hyaliner Substanz, ähnlich einer glasigen Gallerte, bildet die Basis des Apparats und ist in den Genitalvorhof des Weibchens eingesenkt".

Die von Fabre ausgesprochene Idee, daß wahrscheinlich alle vier Bestandteile der Spermatophore untereinander im Zusammenhang stünden, ist, wie aus der Präparation von konservierten Spermatophoren anderer Locustiden mit Bestimmtheit hervorgeht, nicht

richtig. Vielmehr hat *Decticus* wie alle anderen bisher bekannten Locustiden in seiner Spermatophore einen den Samen enthaltenden Teil, die hier wie überall außer bei *Diestrammena* paarigen Ampullen und die in unserem Falle äußerst dichte und feste Hülle oder Schutzsubstanz (Boldyrev), deren große Festigkeit wohl die lange Begattungsdauer bei Decticiden begründet.

Zu erwähnen ist, daß die eigentlichen Ampullen der Decticidenspermatophoren nicht völlig identisch sind mit dem kleineren Kugelpaar, das Fabre beschreibt. Auf diesen Unterschied wird man erst in vollem Maße aufmerksam, wenn man den Akt des Verzehrens der Spermatophore durch das Weibchen und das, was dabei allmählich von der Spermatophore abgetragen wird, verfolgt.

Fabre, dieser glänzende Schilderer der Vorgänge im Insectenleben, beschreibt mit gewohnter Anschaulichkeit, wie sich das Weibchen, das sich vom Männchen getrennt hat, auf seinen Hinterbeinen aufrichtet, sich ringförmig zusammenkrümmt und mit seinen Kiefern die Spermatophore ergreift, um zuerst ganz vorsichtig Stückchen von deren Rinde abzubeißen und zu fressen, ohne die tieferen Schichten zu berühren. Das geht etwa 20 Minuten so fort, dann aber ergreift das Tier die ganze Spermatophore und zerrt und reißt an ihr, bis nur der Stiel, der „tampon de gelée", in der Vulva sitzen bleibt. Im Verlaufe von ungefähr 3 Stunden ist die ganze Masse zerkaut und gefressen.

Ich kenne mit Sicherheit keine andere Locustidenform, die die Hauptmasse der Spermatophore auf einmal abreißt wie *Decticus*. Nahe verwandte Arten verhalten sich jedenfalls hierin anders, doch scheint bei *Platycleis grisea* etwas Ähnliches vorzukommen.

Das, was nun nach diesem Abreißen des größten Teiles der Spermatophore in der Vulva zurückbleibt, beschreibt Fabre als „la base, le pédicule de l'appareil, base dont la partie la plus visible consiste en deux mamelons cristallins de la grosseur d'un grain de poivre."

Diese beiden „mamelons cristallins" sind nun die Ampullen, die eigentlichen Samenbehälter, die in den 3 Stunden, während deren die übrige Masse verzehrt wurde, hinreichend Zeit hatten, ihren Inhalt in das Receptaculum des Weibchens zu entleeren. Die seltsame Stellung, die zum Ausfressen dieses letzten Spermatophorenrestes nötig ist (die ich selbst nicht beobachtet habe), schildert Fabre folgendermaßen: „Pour se débarasser de cette espèce de tampon, le Dectique prend une curieuse attitude. L'oviscapte est à

demi implanté en terre, verticalement; ce sera le principal bâton d'appui. Les échasses, rapprochant les tibias des cuisses, élèvent la bête autant que possible et forment trépied avec le sabre. Les quatre pattes antérieures s'établissent solidement sur le sol. Alors l'insecte se recourbe en dessous en anneau complet et vient, du bout des mandibules, travailler l'entrée génitale.

Il débourre petit à petit le vestibule obstrué. Sont extirpés d'abord les deux nodules hyalins; puis viennent, d'autres, débris formes d'une substance semblable à une gelée transparente et demi-solide. Toutes ces ruines sont gravement avalées jusqu'aux moindres miettes. Rien ne doit se perdre. Enfin l'oviscapte est lavé, nettoyé, lissé du bout des palpes. Tout est remis en ordre, rien ne reste de l'encombrant fardeau."

Sehr ähnlich wie bei *Decticus* verläuft die Begattung bei 2 Arten der Gattung *Platycleis*, bei denen ich sie beobachten konnte. Am 2. September 1911 sah ich auf einer Wiese bei Hökendorf in Pommern, dicht neben dem erwähnten Standort von *Decticus verrucivorus*, ein Weibchen von *Platycleis roeseli*, das ganz langsam sich einem in einer Entfernung von $^1/_2$—$^3/_4$ m zirpenden Männchen der gleichen Art näherte. Das Weibchen saß dann lange Zeit still, bis das Männchen, wie dies bei dieser Art üblich, nach einiger Zeit den Halm, an dem es saß, verließ, um einen anderen Ort des Zirpens aufzusuchen. Dabei entfernte es sich vom Weibchen. Sobald das Männchen sich nun in Bewegung setzte, folgte ihm das Weibchen und erreichte es, als es wieder still saß. Nun setzte sich das Männchen sofort in Begattungsstellung, senkte also den Hinterleib stark gekrümmt nach unten und hob seine verkürzten Flügeldecken. Das Weibchen kam das erstemal, als es ihm auf den Rücken stieg, nicht sofort in die richtige Stellung, darauf ging das Männchen einige Schritte weiter, und nun gelang die Begattung alsbald. Sie spielt sich fast ganz in der für *Decticus* beschriebenen Form ab, nur sitzen die Tiere meist im Grase an irgendeinem Zweige oder Halm, seltener auf dem Boden.

Auffallend ist die außerordentlich lange Dauer der Begattung bei dieser Species. Bei der ersten Beobachtung wurde sie nicht genau bestimmt, doch betrug sie sicher über $^1/_2$ Stunde. In zwei später in Breslau an Gefangenen beobachteten Fällen dauerte eine Begattung von 10 h 22 bis 11 h 07, also 45 Minuten, die andere von 9 h 56 bis 10 h 46, also 50 Minuten, während bei *Decticus* die Begattungsdauer höchstens 15—20 Minuten beträgt. Was der Grund zu dieser

langen Ausdehnung des Copulationsvorganges ist, vermag ich nicht anzugeben, zumal die Spermatophore (Taf. 18 Fig. 7) im Verhältnis nicht größer ist als die von *Decticus*. Abgesehen von diesem Unterschied in der Zeitdauer verläuft alles ziemlich genau so wie bei *Decticus* auch. Die Stellung ist, besonders wenn die Begattung, wie das bei Gefangenen vorkam, im Grase dicht über dem Boden stattfand, im wesentlichen ebenso, nur geben die verkürzten Flügeldecken bei beiden Geschlechtern (doch kommen auch macroptere Exemplare vor) ein etwas anderes Gesamtbild (Taf. 17 Fig. 9). Auch hier krümmt sich das Männchen so stark, daß sein Kopf fast in entgegengesetzter Richtung steht wie der des Weibchens. Das Ergreifen der Legeröhrenwurzel mit den Cerci, das Aus- und Einstülpen des „Penis" geschieht gerade so wie bei *Decticus*. Auch das Anlegen des Penis an die Vulva und der Austritt der Spermatophore erfolgt in der gleichen Weise, so daß erst die Ampullen dorsal von der zurückgestreiften Penishaut sichtbar werden, daß dann eine Ruhepause eintritt und zuletzt die Hauptmasse der Spermatophore auf einmal vom Weibchen dem Männchen aus der Hinterleibsspitze gezogen wird. In zwei Fällen begann, sowie der größere Teil der Spermatophore hervorgequollen war, das Weibchen vorwärts zu gehen. Dabei wurde das auf den Rücken gedrehte Männchen ein Stück weit mitgeschleift, bis es schließlich buchstäblich von der am Weibchen hängenbleibenden Spermatophore herunterglitt und mit weit geöffneter Hinterleibsspitze liegen blieb. In den beiden anderen Fällen geschah die Lösung so wie bei *Decticus* beschrieben.

Erwähnen möchte ich hier gleich, daß bei der geflügelten Art *Platycleis grisea* die Begattungsstellung genau wie bei *Decticus* ist. In dem einen von mir bis zu Ende beobachteten Falle — es handelte sich um gefangene Tiere; vor Jahren habe ich in Gamburg 2mal den Beginn der Begattung bis zum Festhalten des Männchens im Freien beobachtet — erfolgte auch der Austritt der Spermatophore, so wie in den beiden ersten Fällen bei *Platycleis roeseli*, d. h. das Weibchen zog das auf den Rücken geworfene Männchen bis zur Lösung der Tiere mit sich fort. Die Dauer der Begattung betrug 20 Minuten (von 9 h 34 bis 9 h 54 a. m.). Die Ampullen der Spermatophore dieser Species nach Ablösung der Hüllsubstanz zeigt Fig. 8, Taf. 18.

Bei beiden *Platycleis*-Arten war bei der Begattung eine ventrale Abknickung der weiblichen Legeröhre zu sehen, die das Männchen locker mit seinen Vorderextremitäten umfaßt und an die es seine

Subgenitalplatte fest anlegt, so daß deren Styli beiderseits die Legescheide umfassen. Soweit mir erinnerlich — ich habe damals auf diesen Punkt nicht genügend geachtet —, war diese Abknickung bei *Decticus* weniger auffallend.

Die Spermatophoren, die von *Platycleis roeseli* produziert werden, sind denen von *Decticus* sehr ähnlich gebaut. Charakteristisch für sie scheint mir ein kurzer, unpaarer, medianer Zipfel, der zuletzt aus der Geschlechtsöffnung des Männchens hervortritt und, wenngleich in viel kleinerem Maßstabe, etwas an den hornförmigen Fortsatz der Spermatophore von *Phaneroptera* erinnert. Bei der einzigen mir bekannten Spermatophore von *Pl. grisea* fehlt dieser Fortsatz, und die Paarigkeit der ganzen Spermatophore ist deutlicher an den die Ampullen bergenden kleineren Lappen als an den beiden großen erkennbar. Die Spermatophore von *Pl. roeseli* hat etwa 4—5 mm Durchmesser. Sehr ähnlich der von *Pl. grisea* ist die des gleichfalls zu den Decticiden gehörigen *Thamnothrizon cinereus* L. Bei dieser in allen Wäldern und Hecken äußerst gemeinen Art habe ich die Begattung nie gesehen, und die einzige Spermatophore, die ich erhalten habe, wurde durch ein Versehen gewonnen, irrtümlich war über Nacht ein Weibchen in den Käfig, der die Männchen enthielt, gesetzt worden, und der Irrtum wurde erst bemerkt, als das Weibchen am anderen Morgen bereits die erst ganz wenig angefressene Spermatophore trug, die Fig. 9, Taf. 18 darstellt.

Der Bau der Spermatophore ist bei *Platycleis grisea* und *Thamnothrizon cinereus* dadurch etwas verschleiert, daß hier die feste äußere Substanz die beiden Samenbehälter so dicht und gleichmäßig umhüllt, daß von ihnen an der unverletzten Spermatophore wenig zu sehen und um deren Stiel herum zwischen Legeröhre und Subgenitalplatte alles verklebt ist. Diese Secretmassen, die den Spermatophorenstiel umkleiden, können erst sehr spät ergossen werden, da die Ampullen bei ihrem Austritt noch sehr gut zu sehen sind.

An einer in Formol konservierten Spermatophore von *Platycleis roeseli*, deren Form sehr gut erhalten ist (Taf. 18 Fig. 7), ist dagegen die „Schutzsubstanz," ähnlich wie bei *Phaneroptera*, ventral von den Ampullen (an der dem Weibchen angehängten Spermatophore gerechnet) angeordnet, so daß diese deutlich sichtbar sind. Der Rest der Spermatophore ist nur undeutlich 4lappig, vielmehr sind eigentlich 3 Lappen, 2 orale, paarige und 1 caudaler, unpaarer, vorhanden, der allerdings in frischem Zustande eine seichte Längsfurche aufwies und der in den erwähnten, auf der Abbildung deutlich

sichtbaren Zipfel endet. Im Prinzip ist diese Spermatophore also der von *Phaneroptera falcata* ziemlich ähnlich gebaut, und es ist vielleicht anzunehmen, daß die Verwischung des paarigen Baues bei *Pl. grisea* und bei *Thamnothrizon* sekundärer Natur sind. Bei *Decticus* ist die Vierlappigkeit anscheinend als die Regel zu betrachten.

Boldyrev (8) geht in dem russischen Text[1]) seiner vorläufigen Mitteilung über die Spermatophoren von Locustiden und Grylliden kurz auf die Decticiden-Spermatophore ein. Er sagt, das Verständnis des Baues der Spermatophore werde hier erschwert durch die Anwesenheit zweier ovaler sackartiger Anhängsel mit durchsichtigen elastischen Wänden, für deren Bedeutung er später versuchen will eine Erklärung zu geben.

Ich möchte dazu folgendes bemerken, es scheint sich um ähnliche ovale Gebilde zu handeln, wie ich sie oben (S. 481) für die Spermatophore von *Tylopsis liliifolia* beschrieben und abgebildet habe. Bei *Platycleis grisea* wurde das Weibchen unmittelbar nach der Copulation mit der anhängenden Spermatophore in 4 % Formol geworfen, eine Methode, die sich sonst gut bewährt hat. In diesem Falle aber löste sich durch die starken Zappelbewegungen, die das Tier in der Agonie mit seinen Sprungbeinen in dem etwas zu weiten Glasgefäße ausführte, die äußere, homogene „Schutzsubstanz" von den Ampullen der Spermatophore ab, die mit dem Stiel in der Vulva verblieben. Die Untersuchung des abgebrochenen Stückes zeigte nun eine homogene Beschaffenheit, so daß hier nur Ampullen und „Hüll- oder Schutzsubstanz" vorhanden sind. Die Hüllsubstanz bildet etwa eine auf der konvexen Oberfläche leicht median gefurchte Halbkugel, die nach ihrem Abreißen innen hohl ist. Sowohl die Reste von Schleim, die um die Ampullen herum an der Legeröhrenwurzel sitzen geblieben sind, wie auch der Rand der Hohlkugel an der Abreißstelle zeigen deutlich, wie hier die Hüllsubstanz noch etwas um die Ampullen herumgegriffen hat. Von besonderen akzessorischen Behältern bemerke ich in diesem Falle nichts.

Bei *Pl. roeseli* ist das, was von außen als die Ampullen imponiert, insofern nicht ganz mit diesen identisch, als sie eine doppelte Hülle haben, von der die äußere Schicht eher vom Weibchen gefressen wird als die innere. Das Weibchen verfährt hier beim Freßakt insofern anders als *Decticus*, als es die Hüllsubstanz nicht auf

1) Die Übersetzung verdanke ich der Güte des Herrn stud. agr. Gerog v. Ursyn Niemcewicz.

einmal abreißt. Es frißt vielmehr ganz allmählich kleine Brocken davon auf, so wie es *Decticus* nur im Anfang tut. Die ganze Freßprozedur erstreckt sich über eine größere Anzahl (bis zu 6) Stunden. Wenn die ersten kugligen Körper, die als „Ampullen" bezeichnet waren, an die Reihe kommen, die an der frischen Spermatophore intensiv weiß sind, so wird, wenn deren Rinde abgebissen wird, ein glasiger, bräunlicher, birnförmiger Körper im Innern der Kugel freigelegt; von ihm wird die ihn umgebende Hülle zuletzt in einem größeren Klumpen abgerissen, und nun stecken in der Vulva nur noch die beiden, Fabre's „mamelons cristallins" entsprechenden eigentlichen Ampullen.

Bei *Thamnotrizon cinereus*, dessen Sphermatophorenhülle sich der von *Platycleis grisea* sehr ähnlich verhält, findet man öfters Weibchen im Freien, denen noch die hellen, wie es scheint, ganz spröde und trocken gewordenen kleinen Ampullen in der Vulva sitzen. Die wenigen konservierten Spermatophoren, die ich von Decticiden bisher besitze, sollen in toto als Demonstrationsobjekte aufgehoben werden; Untersuchungen an aufgehellten Präparaten, die ich nur in diesem Sommer zu beschaffen hoffe, aber auch ein genaues Studium des Fressens der Spermatophore, bei dem diese, wenigstens bei *Platycleis roeseli*, schichtenweise abgetragen wird, endlich Schnittpräparate, ergeben vielleicht noch weitere Resultate. Ich habe meine konservierten Spermatophoren unter dem Seibert'schen binokularen Mikroskop zu präparieren gesucht, und ich habe außer den Hüllkörpern der Ampullen bei den von mir beobachteten Formen keine akzessorischen Hohlräume, wie sie bei *Tylopsis* vorkommen, gefunden.

Fabre nimmt für *Decticus albifrons* nur eine einmalige Begattung an, und ich sah auch bei *D. verrucivorus* keine zweimalige. Doch muß ich von vornherein betonen, daß meine Beobachtungen in dieser Beziehung, da im Freien angestellt, keine bindende Bedeutung haben. Die Begattung der Tiere fand an dem von mir beobachteten Fundort immer etwa um 9 Uhr morgens statt, und nach ungefähr 11 Uhr war kaum ein Zirpen der Männchen mehr zu hören. Da jedes Männchen seinen bestimmten Standort hatte, an dem es jeden Morgen zirpte, waren die bei der großen Variabilität der Art leicht zu unterscheidenden Individuen bequem täglich zu kontrollieren. Immerhin aber muß die Möglichkeit von Begattungen vor Beginn meiner Beobachtungsperiode zugegeben und können einwandfreie Beobachtungen über die uns beschäftigende Frage nur an Gefangenen gemacht werden. Wenn aber Fabre meint, das Männchen könne

sich wegen der Größe der von ihm gelieferten Spermatophore nur einmal begatten, so ist das kein zwingendes Argument, da andere Arten, die ebenso große Spermatophoren abscheiden, sich wiederholt begatten (*Diestrammena*, Ephippigeriden).

Bei *Platycleis roeselii* erlebte ich an Gefangenen, daß ein Männchen sich am 2. Tage nach einer Begattung mit einem anderen Weibchen paarte, ferner wurde für ein Weibchen festgestellt, daß es sich an 2 ziemlich weit auseinanderliegenden Terminen (7. Juli und 15. August) mit verschiedenen Männchen paarte. Jedenfalls bedürfen die bisherigen Befunde an der Gattung *Decticus* noch einer Nachprüfung auf die Begattungszahl beider Geschlechter hin, die an Gefangenen ausgeführt werden müßte.

Alles in allem zeichnen sich die Decticiden, soweit bisher bekannt, durch folgende gemeinsame Merkmale aus. Das Männchen zirpt und wartet auf das Weibchen, das aktiv die Begattung einleitet. Das Männchen wird vom Weibchen bestiegen, krümmt sich aber so stark ventral ein, daß eine wesentlich andere Stellung zustande kommt als bei *Diestrammena* und den Grillen; der Kopf des Männchens ist dem des Weibchens fast diametral entgegengesetzt gerichtet. Der Austritt der sehr dichten, mehr oder weniger 4lappigen Spermatophore mit 2 Ampullen erfolgt nach langer Preßarbeit des Männchens. Das Weibchen braucht lange Zeit zum Fressen der Spermatophore. — Im einzelnen sind von Art zu Art verschiedene Besonderheiten zu konstatieren.

### Subfam. *Locustidae*.

Trotz angestrengtester Beobachtungen (allerdings immer im Freien) ist es mir zwar gelungen, Begattungsversuche von *Locusta viridissima* L. zu sehen, nie aber sah ich eine Begattung zustande kommen. Auch diesen wesentlichen Mangel in meinen Beobachtungen hoffe ich im kommenden Sommer — diesmal an Gefangenen — zu beseitigen.

Von konservierten Spermatophoren dieser Art besitze ich 2 Stück. Die eine ist frisch und unverletzt, ihre Trägerin verließ eben das Männchen nach der Begattung. Die 2. war bereits bei der Konservierung stark angefressen, und ich habe sie dazu benutzt, die bei dieser Art sehr kleinen Ampullen frei zu präparieren.

In der Literatur finden sich etwas widersprechende Angaben über den Begattungsmodus von *Locusta viridissima*. Rösel gibt an, die Copulation erfolge ebenso wie bei *Decticus*, also durch Besteigen

des Männchens durch das Weibchen. Im Gegensatz hierzu stehen Angaben von Bolivar (9) und Tümpel (33). Bolivar gibt die hier reproduzierte Abbildung (Fig. T) des Coitus von *Locusta viridissima*, der in einer Stellung vor sich geht, wie wir sie als Endstellung bei *Decticus*, schließlich, in modifizierter Form, auch bei *Phaneroptera* und *Ephippigera* kennen gelernt haben. Wie die Tiere in diese Stellung gekommen sind, wird nicht angegeben. Das Männchen hält nach diesem Autor das Weibchen mit den Cerci fest, und die Infraanalplatten beider Tiere berühren einander. Die Schleimhaut an diesen Platten wird durch das Secret der akzessorischen Drüsen feucht. Unter fortwährenden Bewegungen des Männchens wird die Spermatophore gebildet. Sie ist nicht, wie die der Grillen, bereits im Abdomen des Männchens vorgebildet, sondern sie gestaltet sich erst außerhalb seines Körpers. Zuerst tritt eine eiweißartige Substanz hervor, die in beträchtlicher Menge ausfließt und zu beiden Seiten der Legeröhre des Weibchens 2 voluminöse Kugeln bildet; sie werden übertroffen von 2 größeren Kugeln, die sich dann bilden und die erst durchsichtig sind, dann aber undurchsichtig weiß werden, wie Bolivar meint, weil das Sperma erst zuletzt in sie hineintritt. Darauf löst sich das Weibchen vom Männchen und trägt die Spermatophore fort, wie sie von mehreren Locustiden bekannt sind. Diese wird so lange herum getragen, bis der Same in das Receptaculum seminis gelangt ist, dann fällt die unnütz gewordene Hülle ab. Von einem Fressen der Spermatophore durch das Weibchen weiß Bolivar nichts zu berichten.

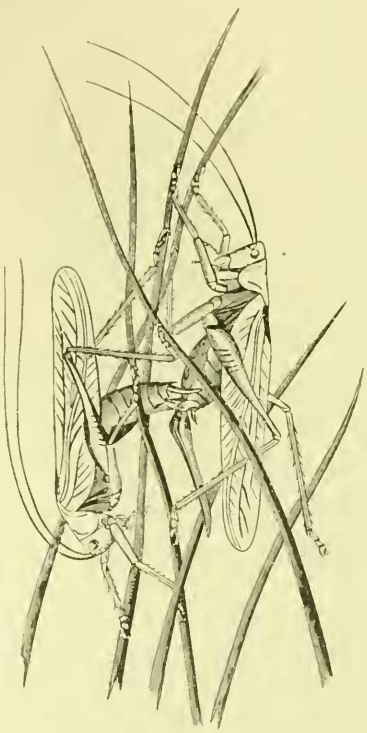

Fig. T. Copulationsstellung von *Locusta viridissima* (nach Bolivar).

Fabre (17) schreibt nur ganz kurz, bei einem isolierten Locustidenpärchen finde die Begattung und Bildung der Spermatophore ebenso statt wie bei *Decticus*.

Eingehender beschreibt Tümpel die Einleitung zur Begattung dieser Species: „Bei der ... Begattung sitzt das Weibchen auf einem senkrechten Zweige parallel mit dem Männchen mit dem Kopf nach oben, das Männchen auf einem anderen, ganz benachbarten Zweig, diesem ebenfalls parallel, aber mit dem Kopfe nach unten, und zwar sitzen beide so, daß ihre Unterseiten einander zugewendet, die Rückenseiten aber abgewendet sind; dabei haben Männchen und Weibchen eine solche Stellung eingenommen, daß die Hinterleibsspitze des Weibchens dicht an der des Männchens ist. Dieses ergreift nun unter Krümmung des Hinterleibes mit den Anhängseln am Hinterleib das Weibchen an der Hinterleibsspitze, und jetzt tritt das Sperma aus der Geschlechtsöffnung des Männchens aus; die Samenflüssigkeit schwillt zu einer eigentümlichen Kapsel, dem sogenannten Spermatophor, an." In der Schilderung der Bildung der Spermatophore und ihres Verhaltens lehnt sich Tümpel vollständig an Bolivar an. Er fährt fort: „Es findet also bei der Begattung von *Locusta viridissima* kein Besteigen des anderen Geschlechts durch das eine statt." Tümpel erwähnt dann noch, bei Ephippigeriden „solle" die Begattung abweichend von der eben beschriebenen verlaufen, nämlich so, daß das Weibchen auf dem Männchen sitze.

Bérenguier (4) hat durch einen unglücklichen Zufall die Begattung eines von ihm eigens zu deren Beobachtung großgezogenen Pärchens von *Locusta viridissima* verpaßt und fand erst nach ihr das Weibchen mit Spermatophore vor. Diese schildert er wie folgt: „Die an der Legeröhrenbasis befestigte Spermatophore mit sehr kurzem Stiel (racine) ist wie bei *Isophya* aus vier Lappen zusammengesetzt, von denen die beiden oberen halb so groß sind wie die unteren; sie sind nur wenig voneinander unterschieden und kaum durch eine sehr seichte Vertiefung angedeutet. Die Farbe des Ganzen ist ein Elfenbeinweiß mit Perlmutterglanz (un blanc d'ivoir nacré), sein Durchmesser beträgt etwa 10 mm."

Die in Fig. 10a, Taf. 18 dargestellte Spermatophore wurde in Formol konserviert und zeigt in ihrem jetzigen, recht guten Erhaltungszustande die von Bérenguier betonte undeutliche Einteilung ihrer Oberfläche in Lappen. Betrachtet man die Spermatophore von hinten und oben, so sieht man die Ampullen durch die außen vorgelagerte Masse hindurchschimmern. Fig. 10b, Taf. 18 zeigt eine zweite Spermatophore, die schon angefressen war, als das sie tragende Weibchen konserviert wurde, und von der später die Außenschichten bis zu den Ampullen völlig abgetragen wurden. Man sieht, daß bei

dieser sehr großen, auch offenbar aus sehr dichter Substanz bestehenden Spermatophore die eigentlichen Samenbehälter auffallend klein sind. Beim Fressen der Hüllsubstanz hält das Weibchen den Hinterleib eigentümlich gegen den Thorax rechtwinklig ventral abgeknickt. Die Farbe der frischen Spermatophore ist weiß und, wie Bérenguier es schildert, mit einem gewissen perlmutterartigen Glanz. Doch waren an der Basis der Spermatophore auf ihrer unteren (und vorderen Seite) intensiv gelbe Flecke von der Farbe des frischen Eidotters. Die bereits vom Weibchen mit den Mundteilen bearbeitete Spermatophore hatte eine etwas andere Farbe, die etwa als ein stumpfes blaßrötliches oder bräunliches Gelb oder eine helle Fleischfarbe bezeichnet werden kann.

Zu den Schilderungen der Begattung von *Locusta viridissima* ist noch einiges zu bemerken. Ich habe öfters Versuche der Männchen gesehen, in der von Tümpel geschilderten Weise von unten her aktiv mit den Cerci die Genitalöffnung des Weibchens zu ergreifen. Richtig beschreibt auch Tümpel die vom *Locusta*-Männchen wie von allen männlichen Locustiden außer den Stenopelmatiden (wenigstens außer *Diestrammena*) eingenommene Stellung, die die höchste geschlechtliche Erregung ausdrückt: stärkste Krümmung der Hinterleibsspitze in ventraler Richtung.

Es muß natürlich sehr auffallen, wenn, wie es auch für *Phaneroptera falcata* beschrieben wurde, ein Locustidenmännchen sich nicht von seinem Weibchen besteigen läßt, sondern es aktiv ergreift, von der Seite her wie *Phaneroptera* oder von unten her wie *Locusta*. Berenguier schreibt, er sei besonders gespannt gewesen auf die Begattungsweise von *L. viridissima* wegen der langen Flügel. Wir sahen, daß auch bei *Phaneroptera* dieses gleiche Moment wahrscheinlich ausschlaggebend ist für das Zustandekommen des abnormen Begattungstypus. Vielleicht liegen die Dinge für *Locusta* ähnlich. Ganz besonders interessant muß es sein, festzustellen, wie sich die kurzflügligen Arten bei der Begattung verhalten. Hierfür ist *L. cantans* ein günstiges Objekt, und ich hoffe, im kommenden Sommer an den beiden in Schlesien vorkommenden Locustidenarten, *L. viridissima* und *L. cantans*, weiteres Vergleichsmaterial zu gewinnen.

Vángel (30) gibt nur kurz an, daß bei *Onconotus servillei* Fisch. das Weibchen bei der Begattung auf dem Männchen sitze.

Die von Bolivar gegebene Schilderung der Spermatophorenbildung von *L. viridissima* verdient noch eine Besprechung. Wenn sie so vor sich geht, wie dieser Autor sie schil-

dert, so würden sich wesentliche Abweichungen finden gegenüber dem Verhalten fast aller bisher beschriebenen Locustidengruppen. Es würde die ganze Spermatophore nicht auf einmal aus der männlichen Geschlechtsöffnung hervorgedrückt, gewissermaßen „geboren", sondern sie würde als flüssige, erst später erhärtende Secretmasse ausgeschieden, also ähnlich wie bei *Leptophyes* oder auch wie die glasige Hülle der Seitenkugeln bei *Diestrammena*. Mir scheint dieser Punkt noch einiger Aufklärung zu bedürfen. Die Ampullen werden wohl bei allen Locustiden in fertiger Form aus dem männlichen Körper bei der Begattung ausgestoßen.

Eigentümlich ist es, daß Bolivar und Tümpel (der auf Bolivar's Beobachtungen fußt) nichts von dem Fressen der Spermatophore durch das Weibchen zu berichten wissen, sondern nur von einem spontanen Abfallen der entleerten Spermatophore reden. Wie eigentlich von vornherein zu erwarten, frißt das *Locusta*-Weibchen genau so gut wie die andere Locustidenspecies die Spermatophore; die in Taf. 18 Fig. 10b dargestellte Spermatophore, die nur wenig angefressen war, und ein von mir auf einem Kleefeld bei Gamburg gefundenes Weibchen, das nur noch den letzten Rest der sonst verzehrten Spermatophore in der Vulva trug, bewiesen mir dies zur Genüge.

---

Es sind nur wenige Locustidenfamilien und aus ihnen nur die Vertreter weniger Gattungen und Arten, über deren Begattungsmodus und Spermatophorenbildung ich berichten konnte, und von diesen wenigen habe ich die wenigsten selbst beobachten können. Ganz unbekannt ist, soweit mir ersichtlich, aus europäischen Familien bisher das Verhalten der Callimeniden, Meconemiden, Conocephaliden, Heterodiden und Sagiden. Von ihnen sind die Conocephaliden und Meconemiden in Deutschland leicht zugänglich, ich selbst hoffe, in diesem Jahre Beobachtungen an *Meconema varium* anstellen zu können, bei dem ich wegen des Baues der Cerci nicht erstaunt sein würde, ein ähnliches Verhalten wie bei *Phaneroptera* anzutreffen. Wünschenswert erscheinen mir auch noch, wegen des sehr verschiedenen Verhaltens einzelner Gattungen, genauere Untersuchungen an Phaneropteriden.

## Ergebnisse der Beobachtungen an Locustiden.

Mit Ausnahme der Stenopelmatide *Diestrammena marmorata*, bei denen das Männchen nach Grillenart schwingende Bewegungen in der

Längsrichtung des Körpers vor dem Weibchen ausführt, zeigen alle bisher daraufhin beobachteten Locustidenmännchen ihre Bereitschaft zur Begattung durch tiefes Abwärtskrümmen der Hinterleibsspitze und durch Heben der Flügel oder ihrer Rudimente an. Wohl alle zirpfähigen Formen stridulieren aus geschlechtlicher Erregung, und bei den Decticiden, auch bei *Locusta*, dient dieses Zirpen zum Hauptmittel der Verständigung zwischen den Geschlechtern. Weniger als Anlockungsmittel für das Weibchen kommt es in Betracht bei *Phaneroptera*. Die Begattung wird bei der großen Mehrzahl der Locustiden so eingeleitet, daß das Weibchen dem Männchen auf den Rücken steigt, das seinerseits mit dem Hinterleibsende nach hinten greift und dabei gleichzeitig nach rückwärts unter das Weibchen rutscht. Oft leckt oder nagt vor oder bei der Copulation das Weibchen dem Männchen auf dem Rücken herum, bei kurzflügligen Arten auch auf den Elytren, bei *Diestrammena* auf einer bestimmten, glänzenden, medialen Stelle am Hinterrande des 2. Abdominalringes. Bisher ist nur von *Locusta viridissima* und *Phaneroptera falcata* ein abweichender Modus der Vereinigung des Geschlechts bekannt. Hier ergreift das Männchen aktiv mit den Cerci die Subgenitalplatte des sich passiv verhaltenden Weibchens, bei *Locusta* nach Tümpel (33) von einem benachbarten Stengel, Zweige etc. aus so, daß es von der Ventralseite des Weibchens her zufaßt, bei *Phaneroptera* von der Seite her, während beide Tiere parallel und gleichgerichtet nebeneinander stehen. Diese Modi sind wohl zweifellos als sekundäre Modifikationen, wahrscheinlich wegen der langen Flügel, aufzufassen.

Bei *Diestrammena* sitzt wie bei den Grylliden das Männchen während der ganzen Begattungsdauer unter dem Weibchen, ebenso bei den ungeflügelten Phaneropteriden, und die Köpfe beider Tiere bleiben gleichgerichtet. Bei Decticiden (*Decticus*, *Platycleis*) wird die ventrale Krümmung des Männchens während der Begattung so stark, daß es die Legeröhre des Weibchens mit den Beinen ergreifen kann und nach rückwärts sieht; bei *Ephippigera* und *Phaneroptera* findet während der Begattung eine plötzliche Umdrehung des Männchens statt, bei der es, während das Weibchen einen Sprung nach vorn macht, nach hinten geworfen wird und sich mit Kiefern und Vorderbeinen an der Legeröhre fest anklammert. Bei *Locusta* endlich vereinigen sich, nach den Literaturangaben, beide Partner bereits in einer Stellung, bei der die Köpfe beider entgegengesetzt gerichtet, die Ventralflächen einander zugekehrt sind, also einer Stellung, die der Endstellung der letztbesprochenen Formen einigermaßen ähnelt.

Die Austreibung der Spermatophore aus der männlichen Genitalöffnung erfolgt verschieden lange Zeit nach dem Beginn der Copulation, bei *Diestrammena* nach wenigen Sekunden, bei *Isophya* und *Ephippigera* nach Bérenguier's Angaben ebenfalls sehr rasch, bei *Leptophyes* und *Phaneroptera* etwa nach einer Minute, bei Decticiden nach 15—45 Minuten. Dabei ist die Spermatophore von *Diestrammena* nicht minder umfangreich und kaum weniger kompliziert gebaut als bei den Decticiden. Bei diesen erfordert das Zustandebringen der Spermatophore lange dauernde energische Kontraktionen des Hinterleibes; bei *Diestrammena* ist äußerlich von solchen pressenden Bewegungen nichts wahrzunehmen, die dagegen bei *Leptophyes* mit großer Intensität ausgeführt werden.

Die Spermatophore wird bei *Diestrammena* und — nach Bérenguier — auch bei *Isophya* vom Männchen aus der Genitalöffnung hervorgedrückt und dem Weibchen dann ohne Immission eines männlichen Organes in die Vulva gepreßt. Dabei ist *Diestrammena* nicht mit den Cerci am Weibchen befestigt, dagegen *Isophya*, wie auch alle übrigen Locustiden, soweit sie nicht den Stenopelmatiden oder Gryllacriden[1]) angehören. Bei *Leptophyes*, *Phaneroptera*, *Ephippigera* und den beobachteten Decticiden findet eine Immissio penis statt, oder doch mindestens ein festes Hineindrücken des als Penis bezeichneten Organes in die Vulva des Weibchens. Bei den mit Titillator versehenen Formen dient er als Haftorgan, nicht aber bei *Diestrammena*, wo er rudimentär ist. Wenn nun der „Penis" aus den weiblichen Organen zurückgezogen wird, während die Cerci außen befestigt bleiben, so streift er sich über den freiwerdenden, in der Vulva verbleibenden Stiel der Spermatophore mit den Ampullen oder Samenbehältern hinüber.

Jede Locustidenspermatophore besteht aus dem eben erwähnten Basalteil, der das Sperma enthält und in das weibliche Receptaculum leitet, und aus einer diesen umhüllenden „Schutzsubstanz" (Boldyrev), die auch als „Freßsubstanz" bezeichnet werden kann, weil sie fast ausnahmslos (Fabre's mit denen Bérenguier's in Widerspruch stehende Beobachtungen an *Ephippigera*) vom Weibchen nach der Begattung aufgefressen wird.

---

1) Auch bei diesen erlaubt der Bau der Cerci kein Ergreifen der weiblichen Subgenitalplatte. Von besonderem Interesse wären Nachrichten über die Copulation der legeröhrenlosen Gattungen *Schizodactylus* und *Comicus*.

Unpaar ist der Samenbehälter bei *Diestrammena* [1]). Sonst ist er paarig, und der Spermatophorenstiel enthält auch zwei getrennte Ausführungsgänge. Blasige hohle Bildungen neben den Ampullen mit durchsichtiger Wand sah Boldyrev bei Decticiden, ich bei *Tylopsis liliifolia*.

Die Spermatophorenhülle ist ein formloser, schleimiger, zäher Tropfen bei *Leptophyes punctatissima*, wo sie den primitivsten Ausbildungsgrad zeigt. Bei *Diestrammena* besteht sie aus 2 weichen Schleimkugeln mit ventral-medialem, weißem Kern und dorsal-lateraler glasiger Hülle. Bei *Phaneroptera* und *Tylopsis* stellt sie eine halbdurchsichtige, aber feste, charakteristisch geformte Masse dar, die sich bei *Phaneroptera* in einen caudalen, langen, spitzen Fortsatz auszieht. Bei *Isophya*, *Ephippigera*, *Decticus*, *Platycleis* und *Locusta* ist die Spermatophore ein in der Hauptsache vierlappiges Gebilde, dessen kleinere Lappen zwar die Ampullen umschließen, aber nicht identisch mit ihnen sind.

Der Grad der Fertigstellung der Spermatophore bei ihrer Befestigung in der Vulva des Weibchens ist nicht überall gleich. Bei *Diestrammena* wird die Ampulle samt Stiel sowie der Kern der seitlichen Kugeln vom Männchen ausgetrieben, sodann, wenn diese bereits in der Vulva befestigt sind, die glasige Außenhülle der Seitenteile ausgeschieden. Bei *Leptophyes* wird die halbflüssige Hüllsubstanz gleichfalls erst nach dem Einbringen der Ampullen vom Männchen unter starken Bewegungen ausgepreßt. Nach Bolivar's Angaben soll bei *Locusta viridissima* die Spermatophore gleichfalls erst außerhalb des männlichen Körpers hergestellt werden. Bei *Isophya* und *Ephippigera* (Bérenguier) tritt sie als fertiges Gebilde aus der männlichen Genitalöffnung aus, ebenso wird sie bei den Decticiden in langer Arbeit des Männchens noch in dessen Körper fertiggestellt und am Ende der lange dauernden Copulation in kurzer Zeit „geboren". Für *Phaneroptera falcata* möchte ich es nicht mit Sicherheit entscheiden, ob die Spermatophore noch nach dem Sichtbarwerden ihrer Hauptmasse etwa noch eine unbedeutende Vergrößerung erfährt. Bemerken konnte ich nichts davon, halte aber bei dem verhältnismäßig langen Zusammenbleiben der Geschlechter, wenn die Spermatophore bereits bis auf ihren Caudalfortsatz ausgetreten ist, nach meinen später gemachten Erfahrungen an *Diestrammena* immerhin für möglich.

1) An *Troglophilus cavicola*, einer europäischen Stenopelmatide, gedenke ich diesen Sommer Beobachtungen anzustellen.

Nach der Begattung fressen die Locustidenweibchen, mit Ausnahme von *Phaneroptera falcata* und, nach Fabre, von *Ephippigera vitium* (nicht aber, nach Bérenguier, von *E. terrestris*) die ganze Spermatophore auf. Dabei wird zunächst die kein Sperma enthaltende Hüllsubstanz entweder auf einmal (*Decticus*) oder in Stücken

Fig. U.

Männlicher Genitalapparat von *Ephippigera vitium* (nach Fischer).
*a* Hoden. *b* Vas deferens. *c* erste, *d* zweite Gruppe akzessorischer Drüsen. *e* Darm. *f* Supraanalklappe. *g* Cerci. *h* Titillator. *i* Subgenitalplatte. *k* Styli.

(*Diestrammena*, ungeflügelte Phaneropteriden, *Platycleis roeseli*, *Ephippigera terrestris*) abgerissen, so daß schließlich nur der Spermatophorenstiel mit der oder den Ampullen in der Vulva bleibt. Es ist festzustellen, daß die Ampullen von der Außensubstanz durch eine präformierte, aber bei den einzelnen Species verschieden scharf aus-

geprägte Rupturzone abgegrenzt sind, was sich leicht bei ihrer Freilegung durch das fressende Weibchen sehen läßt, die unter normalen Umständen für jede Art immer gleich verläuft.[1]) Zwischen dem Verzehren der Außensubstanz und der Ampullen kann eine längere Pause liegen (manche Decticiden). *Phaneroptera falcata* (und wahrscheinlich auch *Tylopsis*) frißt tagelang kleine Brocken von der Spermatophorenhülle ab und vertilgt diese auch zum größten Teile, rührt aber die Ampullen nicht an, die dann schließlich von selbst herausfallen.

Die Spermatophore besteht in frischem Zustande aus einem bestimmten Quantum Sperma, aus einer dieses umschließenden, ein- oder mehrschichtigen Hülle, die die, wie wir sahen, in den meisten Fällen paarige Ampulle darstellt. Dazu kommt noch die weißliche, halbflüssige bis recht feste Konsistenz aufweisende „Schutzsubstanz", die keine Hohlräume enthält. Fragen wir nun, von welchen Organen im männlichen Abdomen diese drei Bestandteile geliefert werden, so ist ohne weiteres klar, daß das Sperma selbst den Hoden entstammt. Alles übrige wird von den reichlich entwickelten akzessorischen Drüsen geliefert, die z. B. bei geschlechtsreifen *Diestrammena*-Männchen den größten Teil des Hinterleibsinnern einnehmen. Fig. U zeigt uns eine Fischer entnommene Abbildung der männlichen Genitalorgane von *Ephippigera*. Außer den Hoden (*a*) sehen wir noch zwei paarige Drüsenkomplexe (*c* u. *d*). Die großen, aus dicken Schläuchen zusammengesetzten oralen Drüsen (*c*) liefern, wie man bei einem Anstechen ihrer Ausführungsgänge leicht sehen kann, das Secret, das die Hüllsubstanz der Spermatophore bildet. Es ist wahrscheinlich, wenn auch noch nicht mit Bestimmtheit zu behaupten, daß die distal gelegenen Drüsen (*d*) das Secret abgeben, das die Ampulle selbst liefert. Wie aber im einzelnen die Ausbildung der oft sehr scharf ausgeprägten Form der Spermatophore, ihrer Lappen, Kugeln etc. zustande kommt, darüber lassen sich vorläufig nur Vermutungen aufstellen, von denen die bei weitem wahrscheinlichste die ist, daß in dem am weitesten peripher gelegenen Teil des männlichen Geschlechtsapparats, der als „Penis" bezeichnet wird, die Fertigstellung der Spermatophore bis zu der Form stattfindet, in der sie den männlichen Körper bei der Begattung verläßt.

1) In 2 Fällen rissen Weibchen von *Diestrammena* bei plötzlichem Erschrecken (grelle Belichtung) die ganze Spermatophore, mit Ampulle und Stiel, aus der Vulva und warfen sie fort.

Daß diese Form mit der der definitiven Spermatophore, wie sie nach der Trennung der Geschlechter am Weibchen hängen bleibt, nicht übereinzustimmen braucht, daß vielmehr während des Endabschnittes der Begattung die Spermatophore durch weitere Secretion von Schleim noch vergrößert werden kann, wurde erwähnt.

Hier wäre noch die Frage zu streifen, ob sich die Locustiden ein oder mehrere Male im Leben begatten, und zwar würde diese Frage für jedes der beiden Geschlechter aufzuwerfen sein; dazu ist zu bemerken, daß in allen bekannten Fällen, in denen das Männchen imstande ist, sich öfter zu begatten, auch das Weibchen dazu geneigt ist. Bis jetzt liegen, soweit mir bekannt, folgende Beobachtungen vor:

| Familie | Art | Begattung wie oft | Gewährsmann |
|---|---|---|---|
| Stenopelmatiden | *Diestrammena marmorata* | oft | Boldyrev, Gerhardt |
| Phaneropteriden | *Isophya pyrenaea var. nemauensis* | 1mal | Bérenguier |
| | *Leptophyes punctatissima* | 3—4mal | Gerhardt |
| | *Phaneroptera falcata* | 1mal? | Gerhardt |
| Decticiden | *Decticus albifrons, D. verrucivorus* | 1mal? | Fabre, Gerhardt |
| | *Platycleis roeseli* | 2mal | Gerhardt |
| Ephippigeriden | *Eugaster guyoni* | oft | Vosseler |
| | *Ephippigera* | öfters | Fischer |
| Locustiden | *Locusta viridissima* | einige Male | Tümpel |

Man sieht, daß die Befunde an verschiedenen Arten wenig übereinstimmen. Mit der größten Bestimmtheit gibt Bérenguier für *Isophya* die Unmöglichkeit an, bereits gepaarte Tiere noch einmal zur Copulation zu bringen. Bei *Leptophyes* dagegen, die als nahe Verwandte gilt, paart sich jedes Weibchen 3—4mal, vielleicht auch öfter. Bei *Phaneroptera falcata* wiederum sah ich nie zweimalige Copulation. Für *Decticus* gibt Fabre, allerdings nicht aus absolut zwingenden Gründen, an, das Männchen könne sich nur einmal begatten. Weder er noch ich sahen wiederholte Copulation, dagegen copulierte ein Männchen und ein Weibchen von *Platycleis roeseli* bei mir in Gefangenschaft mit je 2 Partnern.

Vosseler's Beobachtungen an Gefangenen von *Eugaster guyoni* und die Fischer's an *Ephippigera vitium* lassen keinen Zweifel daran zu, daß bei diesen Arten häufigere, bei *Eugaster* sogar ganz ungewöhnlich häufige Begattung vorkommt, so daß man an die bei

Grillen herrschenden Gewohnheiten erinnert wird. (Täglich 2 Begattungen eines Männchens vom August bis Oktober!) Für *Locusta viridissima* scheinen die bisherigen Angaben nicht ausreichend zu sein; Bérenguier nimmt auch für diese Species nur eine einmalige Begattung an.

Somit verhalten sich die Locustiden in der Zahl der Begattungen, deren sowohl Männchen wie Weibchen fähig sind, recht verschieden, nach allem aber kann man nicht sagen, daß die Lacordaire'sche Regel (25), jedes Insectenweibchen und, in der großen Mehrzahl der normalen Fälle, auch jedes Insectenmännchen paare sich nur einmal in seinem Leben, für die Locustiden in größerem Umfange zutreffe. Sicher ist dies wohl nur bei der von Bérenguier beobachteten *Isophya pyrenaea* der Fall, während sonst alle Übergänge bis zu dem Verhalten von *Eugaster*, das dem der Feldgrillen nahe kommt, bestehen.

Auf ein die Begattung begleitendes Nebenmoment, das ich auch schon bei den Grillen als interessant betonen zu können glaubte, möchte ich hier bei den Locustiden gleichfalls hinweisen: auf das Belecken der Dorsalfläche der ersten Hinterleibsringe des Männchens durch das Weibchen vor oder während der Begattung. Bei Stenopelmatiden, ungeflügelten Phaneropteriden, Decticiden kommt diese Prozedur vor, nicht aber wird sie ausgeübt bei den Formen, bei denen keine Besteigung des Männchens durch das Weibchen stattfindet, also *Phaneroptera falcata* und wahrscheinlich nicht bei *Locusta viridissima*. Es ist auch wohl sicher anzunehmen, daß das Ablecken irgendeiner das Weibchen reizenden Substanz vom Rücken des Männchens in engem Zusammenhange steht mit dem aktiven Aufsteigen des Weibchens auf das Männchen. Braucht dies nicht stattzufinden, so ist das Belecken und Benagen des Männchens durch das Weibchen für das Zustandekommen der nötigen Begattungsstellung wertlos und überflüssig. Ein Belecken des Männchens nach der Begattung, wie bei *Nemobius* unter den Grillen, sah ich kein Locustidenweibchen ausführen.

### 3. Vergleichende Betrachtungen.

Wenn wir zum Schluß die Begattung der Grylliden mit der der Locustiden vergleichen, so ergeben sich zweifellos eine Reihe von übereinstimmenden Momenten: die Stellung bei der Begattung — das Männchen unter dem Weibchen —, die unter den Insecten ziemlich ungewöhnlich ist, finden wir bei beiden Familien. Modi-

fikationen dieser Stellung kommen bei einigen Locustiden (*Phaneroptera, Ephippigera*) vor.

Bei anderen Orthopteren finden wir, soweit mir bekannt, niemals eine Begattungsstellung, bei der das Weibchen mit ihm in gleicher Richtung über dem Männchen sitzt. Überhaupt kommen derartige Stellungen außer bei den Flöhen und bei *Boreus hiemalis*[1]) wohl nur noch bei solchen Insecten vor, bei denen flügellose Weibchen von geflügelten Männchen getragen werden (Hymenopteren, Dipteren, außerdem bei Ephemeriden, wo die Copulation gleichfalls im Fluge vor sich geht). Allerdings ist bei den Forficuliden wenigstens ein entfernter Anklang an das Verhalten der Grylliden und Locustiden insofern festzustellen, als hier die ventral von der Zange gelegene Geschlechtsöffnung des Weibchens es notwendig macht, daß das Männchen auch von der Ventralseite her seine Geschlechtsöffnung der des Weibchens nähert. Die Begattung der Forficuliden geht so vor sich, daß das Männchen rückwärts auf das Hinterende des Weibchens zugeht, die Ventralseite seines Abdomens durch eine Drehung um die Längsachse von 180° Dorsalwärts kehrt und nun seine Zange, die nicht als eigentliches Haftorgan dient, ventral unter die des Weibchens schiebt, bis die Geschlechtsöffnungen einander berühren.[2]) Bei den Blattiden stehen beide Tiere in normaler Stellung auf ihren Füßen, die Köpfe voneinander abgewandt, mit den Hinterleibsspitzen verbunden. Über die Copulation der Phasmiden finde ich bei de Saussure (31) die Angabe, daß das Männchen auf dem Rücken des Weibchens sitze, dabei mit seinem Kopfe nur bis zu dessen Elytren reiche und seine Abdomen halbkreisförmig krümmen müsse, um die Vulva des Weibchens mit seinem Hinterleibsende zu erreichen. Bei den Acridiern steigt das Männchen auf den Rücken des Weibchens, aber nicht in der Mittellinie, sondern etwas seitlich, so daß das viel kleinere Männchen auf einem Sprungbeine des Weibchens sitzt. Es senkt die Spitze seines Abdomens tief nach abwärts und dringt nun von unten und seitlich von außen mit seinem Penis in die Geschlechtsöffnung des Weibchens ein. Die Begattung dauert dann sehr lange, und man findet derartige vereinigte Paare vieler *Tettix*- und *Stenobothrus*-Arten etc. außerordentlich häufig. Ich habe das Ende der Copulation nie gesehen und vermag nichts darüber zu sagen, ob sie mit der Abgabe einer

1) Mitteilung von Herrn Kollegen Dampf.
2) cf. Paehler (28).

Spermatophore durch das Männchen endet, doch scheint dies nach den Bemerkungen über diesen Gegenstand in der Literatur[1]) nicht der Fall zu sein. Ähnlich wie bei den Acridiern, ist die Stellung bei der Begattung bei den Mantiden, ihr Verlauf aber wesentlich anders. Wir verdanken Przibram (29) eine Schilderung dieses Vorganges. Ich habe in Rovigno öfter *Mantis*-Pärchen in copula gesehen, aber nicht die Trennung der Geschlechter abgewartet. Nach Przibram endet die Begattung mit dem Anheften einer nachher äußerlich am Weibchen sichtbaren Spermatophore, so daß hier also zum erstenmal ein gewisser Anknüpfungspunkt in dieser Hinsicht an Locustiden und Grylliden gegeben wäre. Über diese Spermatophore wird später zu reden sein, hier interessiert uns zunächst die Stellung der Tiere. Das Männchen muß, wie aus der von Peytoureau bereits beschriebenen Lage des Copulationsorgans hervorgeht, immer von rechts auf das Weibchen steigen und von dieser Seite her seinen Penis einführen. (Bei den Acridiern scheint die Copulation beliebig von rechts oder links her ausführbar zu sein.) Auch bei *Mantis* befindet sich, wie bei den Acridiern, das Männchen über dem Weibchen.

Somit stellt das Besteigen der Männchen durch die Weibchen durchaus nicht, wie Rösel meint und wie es auch Taschenberg übernommen hat, einen bei allen Heuschrecken üblichen Modus der Begattung dar, vielmehr ist es unter allen Orthopteren nur den Locustiden und Grylliden eigentümlich, und wir vermögen kaum anzugeben, wie diese Besonderheit zuerst erworben werden konnte. Es wird dabei die Frage aufzuwerfen sein, ob wir annehmen müssen, daß ursprünglich das Männchen aktiv unter das Weibchen kroch oder das Weibchen aktiv auf das Männchen stieg. Zur Beantwortung dieser Frage — die sich, wie ich gleich vorwegnehmen möchte, nur vermutungsweise geben läßt — müssen wir das Verhalten der Formen betrachten, die wir für verhältnismäßig primitiv halten können. Nach der Beschaffenheit des Hinterleibsendes mit den nicht modifizierten, denen anderer Orthopteren gleichenden Cerci der Männchen werden dies die Grylliden und unter den Locustiden die Stenopelmatiden und Gryllacriden[2]) sein, wenn auch innerhalb dieser Gruppen in anderer Beziehung weitgehende Differenzierungen aufgetreten sind. Die Erwerbung des

1) cf. Tümpel (33).

2) Über die Copulation der Gryllacriden existieren keine mir bekannten Literaturangaben.

Grabvermögens bei Angehörigen aller dreier Gruppen, die Flügel- und — wenigstens bei europäischen Arten — Augenlosigkeit mancher Stenopelmatiden sind natürlich sekundär erworbene Kennzeichen. Nun finden wir in der Einleitung zur Begattung und der Stellung bei ihr ungefähr den gleichen Modus bei *Liogryllus* und *Diestrammena* befolgt. Das Männchen versucht sich durch stoßende, schiebende Bewegungen nach hinten unter das Weibchen zu schieben. Dabei secerniert es (bei *Diestrammena* und *Oecanthus*) auf seiner Rückenfläche ein Secret, das das Weibchen veranlaßt, es aufzulecken, was ein Vorwärtsgehen und ein Aufsteigen auf das Männchen bedingt. Dieses Lecken oder Nagen und Betasten mit den Mundteilen löst nun wieder beim Männchen eine Reihe von Reflexvorgängen aus, deren erster ein weiteres Nachhintenkriechen ist und die schließlich mit dem Einbringen einer Spermatophore in die weibliche Geschlechtsöffnung enden. Gerade die Lage dieser Vulva ventral von der Legeröhre macht jede Annäherung der männlichen Geschlechtsteile von oben her unmöglich, wenigstens in der Medianlinie. Und wie bei *Forficula* die Zange, so dürfte bei Grillen und Laubheuschrecken wohl die Legeröhre die mechanische Ursache sein, weshalb die Begattung von untenher erfolgen muß. Dadurch ist dem Männchen, ganz allgemein, sein Platz angewiesen. Es gibt nun aber Formen ohne Legeröhre, bei Locustiden (manche Gryllacriden) und bei Grylliden (*Tridactylus*, *Gryllotalpa*). Hier könnten stärkere Modifikationen der normalen Begattungsstellung eintreten, und nach Baumgartner ist dies ja auch bei der amerikanischen *Gryllotalpa* der Fall.

Von besonderem Interesse scheint es mir daher zu sein, daß bei der europäischen Maulwurfsgrille zweifellos die normale Begattungsstellung der Grylliden innegehalten wird. Bei dieser Art ist eine größere Aktivität des Weibchens, begleitet von einer entsprechenden Passivität des Männchens, vorhanden als bei *Liogryllus* und bei *Diestrammena*. Auf die mangelnden Nachrichten über die Begattung von *Tridactylus* und auf die fragliche phyletische Stellung dieser Gattung wurde bereits oben (S. 452) hingewiesen.

Von Interesse scheint mir ferner, daß die Körperhaltung des Männchens bei Grylliden und bei *Diestrammena* während des Beginnes der Begattung übereinstimmt, da bei beiden der Körper gestreckt, sogar manchmal etwas mit der Hinterleibsspitze dorsal aufgekrümmt gehalten wird. Das ist bei den mit zu Greifhaken modifizierten Cerci versehenen Locustiden nicht der Fall; sondern sie nehmen die oben mehrfach erwähnte Stellung mit tief abwärts ge-

krümmter Hinterleibsspitze ein. Dies scheint zunächst ein unwesentlicher Unterschied zu sein, dessen Betonung kaum gerechtfertigt wäre. Aber doch meine ich, daß er im Zusammenhang steht mit der mehr und mehr aktiven Rolle, die das Weibchen bei der Einleitung der Begattung übernimmt. Während bei den primitiven Formen das Männchen mit dem Hinterleib sucht und tastet, senkt es ihn bei den differenzierteren, hebt die Flügel oder deren Rudimente und verhält sich abwartend, bis das Weibchen auf seinen Rücken zu steigen beginnt. Auch hier finden wir das Nagen und Lecken des Weibchens auf dem Rücken des Männchens. Nun können aber weitere Modifikationen eintreten, die wohl in erster Linie durch eine extreme Flügellänge bedingt werden, besonders bei einer Lebensweise auf Bäumen. Es können die Männchen wiederum aktiv mit ihren Cerci die Weibchen ergreifen, aber diese sekundär erworbene Aktivität der Männchen nimmt ganz andere Formen an als bei Grillen und Stenopelmatiden. Endlich kann zwar die Begattung auf „normale" Weise, d. h. durch Aufsteigen des Weibchens auf das Männchen, eingeleitet werden, aber eine andere Schlußstellung zur Austreibung der Spermatophore notwendig sein. Diese Ursachen, die zu dem bei *Phaneroptera* und *Ephippigera* geschilderten Herumwerfen des Männchens und zu seinem Anklammern an die Legeröhre des Weibchens führen, sind nicht genau abzuschätzen; bei *Phaneroptera* spielt zweifellos die Form der Spermatophore im Verhältnis zu der der männlichen äußeren Genitalorgane eine bestimmende Rolle dabei. Es wurde darauf hingewiesen, daß Anbahnungen dieser seltsamen Stellungen sich bereits bei Decticiden finden.

Wir können sagen, daß die höher differenzierten Locustidenformen mit umgewandelten männlichen Cerci verschiedene Modifikationen einer Begattungsstellung einnehmen, die etwa auf die von *Liogryllus* und *Diestrammena* zurückführbar erscheint, bei denen das Männchen primär eine aktive Rolle bei der Begattung spielt.

Ganz kurz möchte ich hier auch auf die Beziehung des Zirpens der Männchen zur Begattung eingehen. Die meisten Stenopelmatiden zirpen nicht, weil ihnen die Elytren mangeln; befremdender ist der Mangel an Zirporganen bei der wohlgeflügelten Gattung *Meconema*. Sonst zirpen alle Locustiden[1]) und, mit Ausnahme der flügellosen Formen, auch fast alle Grylliden. Es wäre

1) Bei den Ephippigeriden auch die Weibchen, aber nicht aus sexueller Erregung.

nun nicht richtig, wenn man sagen wollte, daß überall da, wo das Männchen besonders befähigt zum Zirpen ist, es eine rein passive Rolle bei der Begattung spielte. Wohl aber ist das Stridulieren zunächst ein Mittel, das Weibchen in eine gewisse Nähe des Männchens zu bringen, in der dieses die Begattung einleiten kann. So finden wir es bei mehreren Grillenarten, auch bei *Locusta* unter den Locustiden. In anderen Fällen sucht das Männchen zirpend nach Weibchen umher, und wenn es eins findet, setzt es sich vor dessen Kopf, betastet es mit den Fühlern, dreht ihm dann die Hinterleibsspitze zu und wartet, weiter zirpend, bis das Weibchen ihm auf den Rücken steigt. So ist es z. B. bei *Leptophyes.* Bei Decticiden schießlich verhält sich das Männchen fast ganz passiv, es zirpt nur auf einem Fleck und wartet dabei nicht nur auf etwa herankommende Weibchen, sondern läßt sich, ruhig sitzend, nachher von einem solchen besteigen. Bei *Phaneroptera falcata* sucht dagegen das Männchen, fortwährend zirpend, das Weibchen auf und ergreift es aktiv; also auch hier finden wir Gegensätze, aber auch vermittelnde Befunde zwischen ihnen. Von Interesse würde es sein, etwas über die Annäherungsweise der stummen *Meconema*-Arten zu erfahren. Wo die Zirporgane fehlen, sind es in erster Linie die Fühler, die die gegenseitige Wahrnehmung der Geschlechter vermitteln. Sie spielen aber auch bei zirpenden Formen, wenn die Tiere einander nahe genug gekommen sind, eine bedeutende Rolle bei den Präliminarien zur Begattung, bei *Gryllotalpa* außerdem die Cerci, die hier als Abdominalfühler bezeichnet werden können.

Neben der eigenartigen Begattungsstellung stimmen Grylliden und Locustiden darin ganz allgemein überein, daß bei ihnen das Männchen denn Weibchen eine Spermatophore in der Vulva befestigt. Diese Befestigung erfolgt immer durch einen kürzeren oder längeren Spermatophorenstiel, der hohl ist und das Sperma aus dem (oder den) Samenbehälter der Spermatophore in das Receptaculum seminis des Weibchens leitet. Der Samenbehälter ist bei eigentlichen Grillen nie, aber bei allen Locustiden immer von einer massiven Hülle, dem Secret akzessorischer Drüsen, umgeben, nach Baumgartner auch bei der amerikanischen *Gryllotalpa.*

Fragen wir uns zunächst wieder, ob bei anderen Orthopteren[1]) die Abgabe einer Spermatophore durch das Männchen bekannt ist,

1) Über Insectenspermatophoren im allgemeinen s. Blunck (5) und Cholodkowsky (14).

so müssen wir hier nochmals auf Przibram's (26) Beobachtungen an *Mantis* zurückkommen. Die Stellung bei der Begattung wurde bereits besprochen. Über ihre Beendigung sagt Przibram: „Die Begattung selbst dauert 2 1/2 Stunden. Wenn das Männchen das Weibchen verläßt, so bemerkt man eine dem Körperende des Weibchens eingefügte Kapsel, ähnlich wie die für Medikamente verwendeten Gelatinekapseln aussehend. Kurz nachher wird diese Kapsel unter krampfartigen Bewegungen ausgestoßen. Sie ist ihres Inhaltes, der Spermatozoën, ... entleert, der in die Begattungstasche des Weibchens eingesaugt worden ist. Die Kapsel ist ursprünglich nicht als solche im Männchen vorhanden, sondern wird erst beim Ausstoßen des Samens gebildet und erfordert eben jene 2 1/2 Stunden, die die Begattung währt, zur Bildung."

Eine Abbildung der Spermatophore, die Przibram beifügt, ist durch ungenügende Reproduktion leider in ihren Einzelheiten nicht erkennbar. — Aus der angeführten Schilderung geht mehreres für uns Wichtige hervor, vor allem die Tatsache, daß eine Spermatophore gebildet wird, die, wie bei Locustiden und Grylliden, nach dem Coitus sichtbar an der weiblichen Geschlechtsöffnung hängt. Nach der Abbildung, die Przibram gibt, handelt es sich um einen gestielten, ovalen Körper. Von einer besonderen Hüllsubstanz scheint nichts vorhanden, so daß also wohl der Charakter der Spermatophore von *Mantis* ungefähr dem einer vereinfachten Grillenspermatophore, vielleicht einigermaßen der von *Gryllotalpa*, entspräche. Ich selbst verfüge nicht über Material von *Mantis*-Spermatophoren, kann daher nur mit Vorbehalt diese Schlüsse aus den Przibram'schen Angaben ziehen. — Wichtig ist weiter für uns, daß das *Mantis*-Weibchen die Spermatophore aktiv ausstößt, wie dies Boldyrev auch für *Gryllus domesticus* angibt. Von einem „Freßinstinkt" des Weibchens ist also nichts vorhanden.

Bei Blattiden, Forficuliden, Acridiern und Phasmiden sind keine Spermatophoren beschrieben worden.

Somit würden nur bei Mantiden, Grylliden und Locustiden, soweit bisher bekannt, Spermatophoren, die vom Weibchen äußerlich sichtbar getragen werden, vorkommen. Daß in der deutschen Literatur bis in die neueste Zeit hinein für die Grylliden und Locustiden zwei ganz verschiedene Typen von Spermatophoren angenommen worden sind, daran trägt die allerdings mit größtem Vorbehalt gegebene Darstellung v. Siebold's (32) die Schuld, die mit ihren Abbildungen in andere Werke (Fischer, Korschelt u. Heider) übergegangen ist.

Während die von Lespès beschriebenen Grillenspermatophoren alsbald in die Literatur übergegangen sind, sind unter dem Einfluß der Siebold'schen Auffassung die Beobachtungen Fischer's, Bolivar's, Fabre's und Bérenguier's in Deutschland wenig bekannt geworden. So schreiben Korschelt u. Heider (24) (Allg. Teil, p. 435): „Das bekannteste Beispiel hierfür bieten die Heuschrecken, bei denen schon v. Siebold die Spermatophoren als birnförmige oder flaschenförmige Körper von ungefähr Stecknadelkopfgröße (1—2 mm Durchmesser) beschrieb. Etwas complicierter sind die Spermatophoren bei den Grillen gebaut, was wohl mit ihrer besseren Unterbringung in der Vagina zusammenhängt."

Mit der Untersuchung der v. Siebold'schen „Spermatophoren" im Receptaculum von Locustiden haben sich insbesondere russische Autoren [Cholodkowsky (14, 15), Boldyrev (7, 8)] beschäftigt, und zur Unterscheidung von den eigentlichen, uns hier allein interessierenden echten Spermatophoren hat Cholodkowsky ihnen den von Boldyrev übernommenen Namen „Spermatodosen" gegeben. Boldyrev äußert sich zusammenfassend über sie: „die Spermatodosen (Siebold's Spermatophoren) bilden sich (bei der Gattung *Decticus*) schon im Receptaculum seminis des Weibchens, und die Bildung jeder einzelnen Spermatodose ist als Resultat einer jeden Begattung anzusehen". Mit dieser letzten Deutung würde die von Fabre behauptete, von mir für wahrscheinlich gehaltene einmalige Begattung von *Decticus* nicht in Einklang stehen. Solange nicht mehrmalige Begattung bei *Decticus* beobachtet und der Nachweis einer der Begattungszahl entsprechenden Anzahl von Spermatodosen im Receptaculum erbracht worden ist, halte ich diese Boldyrev'sche Deutung daher für bestätigungsbedürftig.

Es kann kein Zweifel sein, daß die Grillen- und Locustidenspermatophoren vergleichbar sind und daß, wie dies Boldyrev bereits betont hat, die Locustidenspermatophoren ein Plus an Substanz haben (Hüll-, Schutz-, Freßsubstanz), das den Grillen fehlt. Boldyrev rubriziert beide Arten von Spermatophoren mit vollem Recht unter den Begriff der echten Spermatophoren nach der Definition von Cholodkowsky, die ungefähr mit der von Korschelt u. Heider übereinstimmt. Während nun Boldyrev die Grillenspermatophoren als „einfache echte Spermatophoren" bezeichnet, nennt er die Locustiden „zusammengesetzte echte Spermatophoren". Dieser klaren und übersichtlichen Einteilung kann man sich gewiß nur anschließen. Die von Baumgartner be-

schriebene Spermatophore von *Gryllotalpa* müßte nach dieser Einteilung zweifellos zu der der Locustiden gestellt werden.

Vielleicht wäre es zweckmäßig, die bisher besprochenen Spermatophoren — bei voller Aufrechterhaltung der Boldyrev'schen Einteilung — auch noch von einem anderen Gesichtspunkt aus zu sondern. Wenn man der Beschaffenheit des eigentlich samenenthaltenden Teiles, also dessen, was bei den Grillen als „einfache Spermatophore" imponiert, den Hauptwert beimißt, so kann man 2 Gruppen unterscheiden: Spermatophoren mit unpaarer und mit paariger Ampulle.

Eine unpaare Ampulle besitzen die Spermatophoren von *Mantis*[1]), der Grillen im engeren Sinne, die von *Gryllotalpa* und von *Diestrammena*. Paarig ist sie in den Spermatophoren aller übrigen hier angeführten Locustiden. Diese paarig angelegten Spermatophoren sind sämtlich mit einer vom Weibchen zu verzehrenden Hülle umgeben, von den unpaar angelegten die der amerikanischen *Gryllotalpa* (nach Baumgartner) und *Diestrammena*. Somit läßt sich folgende Einteilung aufstellen:

| | | |
|---|---|---|
| Unpaare Ampulle | *Mantis* | Einfache Spermatophore |
| | *Liogryllus* | |
| | *Gryllus* | |
| | *Nemobius* | |
| | *Oecanthus* | |
| | *Gryllotalpa vulgaris* | |
| | *Gryllotalpa sp.?* (nach Baumgartner) | Zusammengesetzte Spermatophore |
| | *Diestrammena* | |
| Paarige Ampullen | Phaneropteriden | |
| | Decticiden | |
| | Locustiden | |
| | Ephippigeriden | |

Daraus geht klar die Mittelstellung hervor, die (nach Baumgartner) die Spermatophore der amerikanischen *Gryllotalpa* und schließlich auch die von *Diestrammena* einnimmt.

Hier ist auch noch auf die besondere Differenzierung hinzuweisen, die der Stiel der Grillenspermatophore erfahren hat. Die Ausbildung des langen, wohl sicher bis ins Receptaculum des Weibchens reichenden Endfadens und seine Umhüllung mit der sehr kompliziert gebauten Lamelle stellt eine Besonderheit gegenüber dem

1) Soweit mir aus Przibram's Schilderung und Abbildung ersichtlich.

bei Locustiden im allgemeinen weniger differenzierten Spermatophorenstiel dar, der mir bei *Diestrammena* noch am ersten Anklänge an das Vorhandensein einer Art von „Lamelle“ zu bieten scheint.

Diese höhere Entwicklungsstufe der „Lamelle“ bei der Grillenspermatophore hängt zusammen mit deren eigentümlicher Bildungsweise in der auch als „Spermatophorentasche“ [Cholodkowsky (16)] bezeichneten dorsalen Penisrinne, während bei den Locustiden die Ampullen innerhalb des Lumens des männlichen Genitaltractus gebildet werden. Daß bei *Gryllotalpa*, die gleichfalls keine deutliche „Spermatophorentasche“ besitzt, eine besonders geringe Ausbildung des Spermatophorenstieles existiert, muß hier gleichfalls nochmals betont werden.

Ganz besonders schwierig ist nun die Frage zu beantworten, wie wir uns die primitivste Spermatophore, von der die nach verschiedenen Richtungen differenzierten, heute existierenden Formen ableitbar wären, vorzustellen haben und ob dies eine „einfache“ oder „zusammengesetzte“ Spermatophore im Boldyrev'schen Sinne gewesen ist. Eine klare Antwort läßt sich meines Erachtens nach den heute bekannten Befunden noch nicht geben, ganz abgesehen von den subjektiven Momenten, die bei einer derartigen Beurteilung mitspielen müssen. Ich möchte hier nur folgendes sagen. Die primitivsten Locustidenformen haben, wie die Grillen s. str. und *Gryllotalpa*, unpaare Spermatophoren. Wir werden kaum irre gehen, wenn wir die paarige Ampulle von der unpaaren ableiten. Somit würden die höher differenzierten Locustidenformen in diesem Punkte aus der Betrachtung zunächst ausscheiden und die Frage dahin zu stellen sein, ob wir uns diese erste unpaare Spermatophore als hüllenlos vorstellen müssen. Zunächst liegt es ja nahe, die Spermatophore, wie wir sie bei den Grillen finden, als primitiver zu betrachten. Aber ich glaube, daß eine Antwort in diesem Sinne doch verfrüht wäre. Denn es kann ebensogut ein primitiverer Zustand gegenüber dem eben angeführten sein, wenn eine eigentliche Samenkapsel von einer ungeformten, aus akzessorischen männlichen Drüsen stammenden Secretmasse bedeckt ist. Ein solcher Fall scheint ja auch nach Baumgartner's Schilderung bei *Gryllotalpa* ungefähr verwirklicht zu sein. Mit anderen Worten: es läßt sich ebensogut vorstellen, daß die trockene, nicht mit schleimigen Secreten bedeckte Ampulle der eigentlichen Grillen und der *Gryllotalpa vulgaris* eine sekundäre Modifikation darstellt.

Es könnte z. B. die Schleimabsonderung um die eigentliche

Spermatophore herum ursprünglich zu deren innigerer Befestigung an der weiblichen Genitalöffnung gedient haben, wovon bei *Gryllotalpa vulgaris* Andeutungen vorhanden zu sein scheinen, während bei den eigentlichen Grillen ein besonderer Befestigungsmechanismus in der innerhalb der Vagina belegenen Lamelle gegeben wäre, die ein solches Secret überflüssig machen könnte. Die Annahme der Möglichkeit, daß die Spermatophore aller Locustiden eine Weiterbildung des bei *Gryllotalpa* vorliegenden Stadiums darstelle, setzt nicht voraus, daß auch *Gryllotalpa* eine phylogenetische Vorläuferin der Locustiden zu sein braucht.

Untrennbar von dem Vorhandensein akzessorischer Secretmassen an der Spermatophore scheint der Instinkt der weiblichen Tiere zu sein, derartige Secrete zu fressen. Nun kommt dieser Freßinstinkt in eingeschränkter (oder, wenn man will, angedeuteter) Form, wie wir sahen, auch bei einigen Grillenarten, bei *Liogryllus* sogar in ziemlich auffallender Weise vor. Gerade diese Tatsache läßt wiederum zwei Deutungsmöglichkeiten zu, die mit der oben für die Auffassung des Baues der Grillenspermatophore angegebenen parallel gehen: die Grillenweibchen können ebensogut den Freßinstinkt fast oder ganz verloren haben, wie sie ihn niemals besessen haben und nun erst beginnen können, ihn auszubilden. Daß auch Locustidenweibchen eine Einschränkung des Freßinstinktes erfahren können, zeigte *Phaneroptera* und, nach Fabre, *Ephippigera vitium*.

Somit kann man sich von dem Zustandekommen der jetzt existierenden, in ihren ausgebildeten Typen weit voneinander entfernten beiden Spermatophorenformen zweierlei Vorstellungen machen: entweder war das Ursprüngliche eine der jetzigen Grillenspermatophore entsprechende, im Männchen präformierte feste Kapsel ohne Hülle, und diese Hülle wäre überall da, wo sie vorkommt, erst sekundär ihr zugefügt worden. Dann hätte sich auch der Instinkt, die Spermatophore zu fressen, im wesentlichen erst sekundär entwickelt. Oder aber die ursprünglichste Form wäre eine halbfeste Spermatophore, von einer unregelmäßigen Schleimschicht bedeckt, die die Freßlust des Weibchens reizte und die, der Steigerung dieses Instinktes entsprechend, mehr und mehr ausgebildet wurde.

Von der Hand zu weisen scheint mir keine dieser beiden Auffassungen, und gerade deswegen halte ich ein definitives Urteil für verfrüht. Vielleicht weisen die Befunde an *Mantis* und *Gryllotalpa* darauf hin, daß Spermatophorenhülle und Freßinstinkt sekundäre Erwerbungen sind.

Über diesen Freßinstinkt ist hier noch einiges zu sagen. Es ist ohne weiteres klar, daß eine Spermatophore, die in der Vulva des Weibchens steckt, nach der Entleerung ihres Inhaltes ins Receptaculum seminis nicht nur an ihrem Ort keinen Zweck mehr hat, sondern sogar zu einem regelrechten Hindernis entweder für die Befruchtung oder für die Ablage der Eier werden kann, für die Befruchtung, wenn ihr Stiel den Ausführgang des Receptaculums verstopft, für die Eiablage, wenn er den Zugang zur Legescheide vom Eileiter her verlegt. Wieweit beides der Fall ist, ist nicht immer leicht genau anzugeben, jedenfalls wird praktisch die Spermatophore immer von der Eiablage irgendwie entfernt. Sehr häufig erfolgt diese erst lange nach einer Befruchtung. So habe ich zur Zeit eine Anzahl von *Diestrammena*-Weibchen, die sich schon öfters begattet haben, auch bei jedem neuen Zusammenlassen Männchen annahmen, aber seit ca. 4 Wochen noch keine Eier gelegt haben. Eine andere Zucht legte im Oktober vorigen Jahres kurz nach der Begattung Eier, und Boldyrev nimmt sogar als die Regel an, daß ein Weibchen wenige Stunden nach der Befruchtung zu legen anfängt. Bei Grillen finden Eiablagen zwischen Begattungen statt. In allen diesen Fällen kann man annehmen, daß die hindernde Spermatophore deshalb vorher entfernt wird. *Phaneroptera*-Weibchen tragen den Spermatophorenstiel über 48 h herum, bei *Mantis*, *Nemobius*, *Leptophyes*, *Diestrammena* etc. vergeht nur kurze Zeit bis zu dessen Entfernung. Es sind hier also wieder mancherlei Unterschiede vorhanden.

Muß nun die leere Spermatophore irgendwie entfernt werden, so wäre wohl zweifellos ein Auspressen, Abstreifen oder dergl. durch das Weibchen das einfachste, und wir treffen ja in der Tat dieses Verfahren bei Mantiden und manchen Grylliden als einzigen Modus an. Das Abnehmen der leeren Hülse mit den Mundteilen mit darauffolgendem Fallenlassen finden wir zuweilen bei *Gryllus domesticus* (Boldyrev). Von ihm bis zum Zerbeißen und Verschlucken der leeren Ampulle ist nur ein Schritt, und so könnten wir uns das Zustandekommen des „Freßinstinktes“ vorstellen. Nur muß in dem zuletzt geschilderten Falle dieser Instinkt so reguliert sein, daß er erst dann einsetzt, wenn die Aufnahme des Spermas ins Receptaculum vollzogen ist. Daß dies bei *Liogryllus campestris* häufig unter ganz normalen Umständen der Fall ist, haben wir oben (S. 434) gesehen.

Bisher war von einfachen Spermatophoren die Rede. Boldyrev faßt nun die Bedeutung der Hülle so auf, daß sie da ist, um die

Ampulle zunächst bis nach erfolgter Samenentleerung ins Receptaculum vor dem Gefressenwerden zu schützen, da, wo jener Instinkt entwickelt ist. Das ist zweifellos eine plausible und logische Erklärung. Doch möchte ich im Anschluß an die vor kurzem besprochene doppelte Erklärungsmöglichkeit der morphologischen Ausbildung der Spermatophore dazu bemerken, daß mir auch die Annahme möglich erscheint, daß erst die Abscheidung klebriger Secrete durch das Männchen mit der eigentlichen Spermatophore zusammen den Freßinstinkt des Weibchens hervorgerufen haben kann. Dann würde er bei den Grillen mit der Differenzierung der Spermatophore nach einer den Locustiden entgegengesetzten Richtung, mit der Zunahme der Festigkeit und Trockenheit ihrer Wand und der Entwicklung zu dem glasigen, spröden Körper, als den wir sie kennen, der Instinkt der Weibchen, an ihr herumzuknabbern und zu nagen, verloren gegangen sein. Daß bei den Locustiden heutzutage die Spermatophorenhülle praktisch einen Schutz für die Ampulle darstellt, ist in keiner Weise zu bestreiten.

Nach Abschluß dieser Arbeit erschien ein Artikel von Cholodkowsky (15) über Spermatodosen bei Locustiden, in dem er seine schon früher in russischen Zeitschriften publizierten Auffassungen zusammenfaßt. Er bezeichnet, wie bereits im Text dieser Abhandlung erwähnt, die von Siebold als Spermatophoren bezeichneten Gebilde in dem Receptaculum seminis mancher Locustidenweibchen als Spermatodosen, und fadenförmige Zusammenjochungen von Spermatozoen am gleichen Ort als „Spermatodesmen"; Cholodkowsky weist auf Boldyrev's Untersuchungen über Locustiden und Grylliden hin. Auch er faßt die Grillenspermatophore als echte Spermatophore auf.

Nun aber kommt ein Passus, der zum Widerspruch herausfordert: „Es kommen aber bei den Locustiden auch andere Gebilde vor, die vielfach unberechtigterweise „Spermatophoren" genannt werden. Zu solchen gehört der große schleimige Klumpen, der bei der Begattung an die Legeröhre angehängt seitlich von 2 festen bernsteingelben Kügelchen scheinbar getragen und nach der erfolgten Begattung vom Weibchen verzehrt wird. Dieser aus dem Secrete der großen männlichen Anhangsdrüsen sich bildende Klumpen dient nicht zum Übertragen des Samens, wohl aber zur temporären Verstopfung der weiblichen Geschlechtsöffnung (damit der Samen nicht herausfließt, ehe er die Samentasche erreicht hat) oder zu anderen Zwecken."

Dagegen ist zu sagen: 1. Der „Klumpen“ (der nur in seltenen Fällen diesen Namen verdient, vielmehr meist ein sehr ausgeprägtes, für die Species konstantes äußeres Relief zeigt) bildet mit der eigentlichen Spermatophore (dem „Flacon“ Boldyrev's, unseren „Samenbehältern“ oder „Ampullen“) ein einheitliches Ganze. 2. Wenn die Schleimhülle nicht vorhanden wäre, so könnte dennoch kein Sperma aus den Ampullen nach außen abfließen, da deren Hohlraum nur eine Öffnung, nach dem Receptaculum des Weibchens hin, besitzt. 3. Nicht der „Schleimklumpen“, sondern gerade die eigentliche Spermatophore verstopft mit ihrem Stiel die Vulva. 4. Nicht nur die Schleimmasse, sondern auch Ampullen und Stiel werden (mit seltener Ausnahme) vom Weibchen gefressen. 5. In der Literatur (Fabre, Bérenguier, Vosseler) wird, soweit ich sehe, von keinem Autor nur die umhüllende Schleimsubstanz als „Spermatophore“ bezeichnet, sondern sie plus Ampulle und Stiel. Im gleichen Sinne spricht Boldyrev, dessen Auffassung Cholodkowsky anführt, von „zusammengesetzten Spermatophoren“ bei Locustiden. Es wurde (S. 518) betont, daß diese Bezeichnung durchaus glücklich sei.

Diese Boldyrev'sche Auffassung der Locustiden-Spermatophore als einer echten, aber aus 2 Teilen zusammengesetzten Spermatophore bleibt vollkommen zu recht bestehen, wie ja auch Cholodkowsky betont, daß er Boldyrev's Auffassung von der „Schutzsubstanz“ teile. Will man also Cholodkowsky's Vorschlag annehmen, solche zum Schutze des Samens oder zur Verstopfung der weiblichen Geschlechtsöffnung dienenden Gebilde Spermatophragmen zu nennen, so kann dies nach dem oben gesagten nur mit der Einschränkung geschehen, daß Spermatophragma plus „eigentlicher Spermatophore“ (Ampulle) die zusammengesetzte Locustiden-Spermatophore bilden und integrierende Teile eines einheitlichen Gebildes darstellen.

Wegen der engen organischen Verbindung des „Spermatophragmas“ mit der samenführenden Ampulle des gesamten Apparats, die eine Zeitlang vor dem Freßinstinkt des Weibchens geschützt werden muß, scheint mir eine Vergleichung mit dem Scheidenpfropf vieler Nager, der flüssiges Sperma vor dem Abfließen aus der Vagina zu bewahren hat, trotz zweifellos vorhandener Analogien im einzelnen schwer durchführbar.

Schließlich wird noch die Frage zu erörtern sein, ob wir die in dieser Abhandlung besprochenen Vorgänge bei Grylliden und Locustiden als eine eigentliche Begattung aufzufassen

haben. Zu ihrer Beantwortung wird es zuerst nötig sein, uns über den Begriff der Begattung klar zu werden. Keine Begattung findet statt bei allen Tieren mit Befruchtung der Eier außerhalb des weiblichen Körpers, auch wenn dabei eine enge körperliche Vereinigung der beiden Geschlechtstiere außerhalb der Genitalregion, wie in der Umklammerung der Frösche, eingegangen wird. Ebensowenig können wir von einer Begattung reden, wenn das Männchen Spermatophoren ins Freie absetzt und diese vom Weibchen aktiv aufgenommen werden, wie es für die Chilopoden und die meisten Urodelen bekannt ist. Dagegen wird es schwer sein, sicher zu definieren, ob wir in den Fällen von einer wahren Begattung reden dürfen, in denen sich z. B. Feuersalamander auf dem Lande ausnahmsweise so befruchten, daß die Spermatophore direkt aus der Kloake des Männchens in die ihr unmittelbar genäherte des Weibchens übertragen wird. Wir haben ähnliche Vorgänge bei manchen uns hier beschäftigenden Formen, und daher ist es nötig, zu betonen, daß hier ein Übergangstypus vorliegt, den man aber im allgemeinen als Begattung bezeichnen wird. Freilich, um eine Begattung mit Immissio penis handelt es sich hier nicht, aber dieser Vorgang kann unmöglich das Kriterium der eigentlichen Begattung sein. Sonst wäre der Begattungsakt der großen Mehrzahl der Vögel keine Copulation im engeren Sinne.

Eine eigentliche Immissio penis kommt nun zwar bei Mantiden vor, bei Grylliden und Locustiden aber nur in einem modifizierten Sinne. In den einfachsten Fällen (*Diestrammena*) wird unter der Einwirkung der Berührung des Weibchens eine Spermatophore aus der männlichen Geschlechtsöffnung ausgeschieden, ohne daß eine unmittelbare Berührung mit den weiblichen Genitalien zunächst stattfände. Dann aber preßt das Männchen die noch in seiner eigenen Geschlechtsöffnung steckende Spermatophore in die Vulva des Weibchens ein, so daß also hier in der Tat ein ähnlicher Vorgang stattfindet, wie er nach Kammerer's Beobachtungen gelegentlich bei *Salamandra* vorkommt. Etwas anders liegt der Fall bei den eigentlichen Grillen. Hier wird die zu übertragende Spermatophore außerhalb des Paarungsaktes fertiggestellt und in dem „Penis" des Männchens, der hier so wenig wie bei *Diestrammena* seinen Namen verdient, bereitgehalten. Bei der Paarung wird ein chitinöser Fixierungsapparat, der Titillator, in die Vulva des Weibchens eingehakt, so daß hier die Vereinigung der Genitalöffnungen beider Tiere inniger wird als bei *Diestrammena*. Bei höher

spezialisierten Locustidenformen endlich wird die Genitalöffnung des Männchens selbst, die in ausgestülptem Zustande auf dem Gipfel des „Penis" liegt, bis an oder in die Mündung der Vagina vorgeschoben; der Titillator, wo vorhanden, behält dabei die gleiche Funktion wie bei den Grillen. Sehr ähnlich wie die meisten Locustiden verhält sich auch *Gryllotalpa*, deren Penis auch im Bau beträchtliche Ähnlichkeit mit dem Locustidenpenis aufweist. Unter den Locustiden scheint *Isophya* (nach Bérenguier) ein primitiveres Verhalten zu zeigen als die übrigen höheren Gattungen. Bei diesen Begattungsakten spielen weder bei *Diestrammena* noch bei *Gryllus*, *Gryllotalpa* etc., dagegen bei allen höheren Locustiden die Anhangsgebilde des Hinterleibes, Cerci und Styli, eine Rolle als Haftorgane. Somit können wir dann von einer echten Begattung bei allen bisher daraufhin studierten Locustiden und Grylliden sprechen, wenn wir darunter eine direkte Übertragung des Samens, in diesem Fall in Gestalt der Spermatophore, aus der männlichen in die weibliche Geschlechtsöffnung verstehen. Wenn wir eine unmittelbare Berührung beider Geschlechtsöffnungen postulieren, so müßte bei *Diestrammena* allerdings eine eigentliche Begattung in Abrede gestellt werden.

---

So finden wir, wenn wir unsere Ergebnisse zum Schluß noch einmal überblicken, im allgemeinen einen Typus der Copulation bei Grylliden und Locustiden ausgebildet, der sich unter einheitlichen Gesichtspunkten betrachten läßt. Das Gemeinsame liegt in der Einbringung einer Spermatophore in die Vulva des Weibchens durch das unter ihm befindliche Männchen. Die Stellung des Männchens läßt sich von einem bei allen Grillen und bei den primitivsten Locustiden vorkommenden Modus zurückführen. Die Spermatophore weist drei nach verschiedenen Richtungen entwickelte Modifikationen auf, die sich aber von einer gemeinsamen Ausgangsform ableiten lassen. Die heutigen Grylliden, Gryllotalpiden und Locustiden haben sich nach so verschiedenen Richtungen entwickelt, daß ihre höher entwickelten Formen beider Reihen auch in ihrer Copulationsform und der Beschaffenheit ihrer Spermatophoren nicht direkt aufeinander zurückgeführt werden können. Vielleicht stehen der gemeinsamen hypothetischen Ausgangsform in dieser Beziehung unter den Locustiden die Stenopelmatiden nahe, die wenigstens bei der einzigen bisher beobachteten Form einen besonders primitiven Begattungsmodus und Bau der Spermatophore aufweisen, die allerdings bereits eine

echte Locustiden-Spermatophore darstellt. Immerhin scheint der Versuch, nach „Übergangsformen“ zwischen den wohlfixierten Copulationsvorgängen der extrem entwickelten Grylliden- und Locustidenformen nicht ganz aussichtslos zu sein. Weitere Untersuchungen an *Tridactylus*, *Cylindrodes*, an Stenopelmatiden und Gryllacriden dürften hier vor allem angezeigt sein. Von der ausführlichen Publikation Boldyrev's ist viel für unseren Gegenstand förderliches zu erwarten; in diesem Sommer habe ich Beobachtungen an der Stenopelmatide *Troglophilus*, an *Meconema*, *Locusta* und sonst an möglichst vielen mir erreichbaren Locustiden vor; von diesen bedarf insbesondere die Gruppe der Phaneropteriden genauer Beobachtungen möglichst vieler Arten. Ich hoffe, in einer zweiter Abhandlung Ergänzungen zu dem hier niedergelegten Material und vielleicht auch neue Beiträge zu einer Deutung der Befunde geben zu können.

Breslau, Ende April 1913.
Nach Ergänzung: 7. Juni 1913.

## Literaturverzeichnis.


1. Adelung, N., Beitrag zur Kenntnis der paläarktischen Stenopelmatiden, in: Annuaire Mus. zool. St. Pétersbourg, 1902, p. 55.
2. Baumgartner, W. J., Observations on the Gryllidae, IV. Copulation, in: Kansas Univ. Science Bull., Vol. 5, 1911, p. 323.
3. Bérenguier, Paul, Notes orthoptérologiques. II. Biologie de l'Isophya pyrenaea, var. nemauensis, in: Bull. Soc. Étude Sc. nat. Nîmes, Aé 35, 1907, p. 1.
4. —, Notes orthoptérologiques, IV.—VII., ibid., Aé 36, 1908.
5. Blunck, Hans, Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis. I. Teil, Die Begattung, in: Z. wiss. Zool., Vol. 102, 1912, p. 169.
6. Boldyrev, B. Th., Tachycines asynamorus Adel. et Periplaneta australasiae Fabr. dans les serres chaudes de Moscou, in: Rev. Russe Entomol., Vol. 11, 1911, p. 437.
7. —, Begattung und Spermatophoren bei Tachycines asynamorus Adel., und
8. —, Über die Spermatophoren einiger Locustodea und Gryllodea, ibid., Vol. 12, 1912, p. 552 und 571.
9. Bolivar, J., La copula de la Locusta viridissima, in: An. Soc. Esp. Hist. nat., Vol. 16, 1888.
10. Brunner v. Wattenwyl, C., Die morphologische Bedeutung der Segmente, speziell des Hinterleibes bei den Orthopteren, in: Festschr. zool.-botan. Ges. Wien 1876, p. 1.
11. —, Monographie der Phaneropteriden, Wien 1878.
12. —, Prodromus der europäischen Orthopteren, Leipzig 1882.
13. —, Monographie der Stenopelmatiden und Gryllacriden, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 38, 1888, p. 247.

14. Cholodkowsky, N., Über Spermatophoren, besonders bei Insekten, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 41, 1910, p. 128.

15. —, Über Spermatodosen bei Locustiden, in: Zool. Anz, Vol. 41, 1913, p. 615.

16. Fabre, J. H., Études sur les Locustiens, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool, Vol. 1, 1896, p. 221.

17. —, Bilder aus der Insektenwelt, I. Reihe, in: Kosmos, p. 35, Lebensgewohnheiten des weißstirnigen Decticus.

18. Fischer, L. H., Orthoptera europaea, Leipzig 1853.

19. Frisch, J. L., Beschreibung von allerlei Insekten in Teutschland, Vol. 1 bis 13, Berlin 1730—1738.

20. Graber, V., Über Polygamie und anderweitige Geschlechtsverhältnisse bei Orthopteren, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1871, angeführte Stelle: Vol. 1, p. 386.

21. —, Die Insekten, München 1877.

22. Hankock, Joseph L., The habits of the striped meadow cricket (Oecanthus fasciatus Fisch.), in: Amer. Natural., Vol. 39, 1905, p. 1.

23. Jensen, J. P., The structure and systematic importance of the spermatophores of crickets, in: Ann. entomol. Soc. Amer., Vol. 4, 1911, p. 63.

24. Korschelt, E. und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allgemeiner Teil, Jena 1902 (angeführte Stelle p. 434).

25. Lacordaire, M. Th., Introduction à l'entomologie, Vol. 2, Paris 1838 (p. 369).

26. Lespès, Charles, Mémoire sur les spermatophores des grillons, in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 3, 1855, p. 366.

27. —, Deuxième note sur les spermatophores du Gryllus sylvestris, ibid., Vol. 4, 1855, p. 244.

28. Paehler, Die Begattung des Ohrwurmes, in: Naturw. Wochenschrift (N. F.), Vol. 2 (Vol. 18), 1903, p. 344.

29. Przibram, H., Die Lebensgeschichte der Gottesanbeterinnen (Fang-Heuschrecken), in: Ztschr. wiss. Insektenbiol., Vol. 3, 1907, p. 117, 146.

30. Rösel v. Rosenhof, August Johann, Der monatlich herausgegebenen Insektenbelustigung zweyter Teil, Nürnberg 1749.

31. de Saussure, Henri, in: Mission scientifique au Mexique et dans l'Amérique centrale. Recherches zoologiques, VI. Partie, Paris 1870.

32. v. Siebold, C. Th., Über die Spermatozoiden der Locustinen, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Vol. 21, 1845, p. 249.

33. Tümpel, R., Die Gradflügler Mitteleuropas, Neue Aufl., Gotha 1908.

34. Vángel, E., Onconotus servillei Fisch., in: Rovart Lapok Budapest, Vol. 2, 1885, p. 19.

35. Vosseler, A., Beiträge zur Faunistik und Biologie der Orthopteren Algeriens und Tunesiens. II. Teil, in: Zool. Jahrb., Vol. 17, Syst., 1903, p. 1.

36. Wünn, H., Beobachtungen über eine in Mitteleuropa eingeschleppte Höhlenheuschrecke, in: Ztschr. wiss. Insektenbiol, Vol. 5, 1909, p. 83.

## Erklärung der Abbildungen.

Die Figg. 1—5 wurden mit dem SEIBERT'schen Präpariermikroskop von Frl. HELENE LIMPRICHT gezeichnet, Fig. 2 und 4 alsdann auf die Hälfte verkleinert, die Figg. 6—8 nach an Ort und Stelle entworfenen Skizzen des Verfassers von Herrn L. POHL gezeichnet. Die Photogramme wurden von Herrn Priv.-Doz. Dr. PAX und von Herrn stud. W. OELZE angefertigt.

### Tafel 17.

Fig. 1. Hinterleibsende von *Nemobius sylvestris* L. ♂, Dorsalansicht. a) „Penis" eingezogen, b) ausgestülpt.

Fig. 2. Ausgestülpter „Penis" von *Diestrammena marmorata* DE HAAN. Supraanalklappe, Titillator, hakenförmige Fortsätze sichtbar.

Fig. 3. Spermatophore von *Diestrammena marmorata*, konserviert in CARNOY'scher Flüssigkeit.

Fig. 4. Spermatophore von *Gryllotalpa vulgaris*. a) Seitliche Ansicht, b) von der Kante gesehen.

Fig. 5. Spermatophore von *Tylopsis liliifolia*, konserviert in Alkohol, aufgehellt in Xylol (bereits vom Weibchen angefressen).

Fig. 6—9. Schematische Darstellung der Begattungsstellung, Weibchen schwarz, Männchen rot. Spermatophore punktiert.

Fig. 6. *Diestrammena marmorata*.

Fig. 7. *Leptophyes punctatissima*.

Fig. 8. *Phaneroptera falcata*. a) Das Männchen hat sich festgehakt und hängt am Weibchen, b) es hat sich an der Legeröhre des Weibchens angeklammert, c) Endstellung, die Spermatophore fast vollständig ausgetreten.

Fig. 9. *Platycleis roeseli*.

## Tafel 18.

Fig. 1—3. Mikrophotogramme von Grillen-Spermatophoren bei gleicher Vergrößerung.

Fig. 1. *Liogryllus campestris.*

Fig. 2. *Gryllus domesticus.*

Fig. 3. *Nemobius sylvestris.*

Fig. 4. Spermatophore von *Gryllotalpa vulgaris*, schwächer vergrößert.

Fig. 5. Weibchen von *Phaneroptera falcata* mit Spermatophoren. a) Frische Spermatophore, b) Spermatophorenhülle entfernt, Ampullen sichtbar, c) Spermatophore ca. 48 Stunden nach der Begattung.

Fig. 6. Weibchen von *Leptophyes punctatissima* mit frischer Spermatophore.

Fig. 7. Weibchen von *Platycleis grisea*, nur die Ampullen der Spermatophore in der Vulva.

Fig. 8. Caudalansicht der Hinterleibsspitze mit Spermatophore von *Platycleis roeseli.* Die Ampullen und die beiden großen Lappen der Hülle sichtbar.

Fig. 9. Weibchen von *Thamnotrizon cinereus* mit Spermatophore.

Fig. 10. Weibchen von *Locusta viridissima.* a) Mit frischer Spermatophore, b) nur mit den Ampullen.

(Fig. 5—10. Photogramme in Formol konservierter Objekte.)

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.